



Directores: Dr. Carlos Fernández Delgado
Dr. Francisco J. Oliva Paterna

Autora: Raquel Moreno Valcárcel



El Espacio Natural Doñana constituye una de las áreas protegidas más emblemáticas de España y es considerado como paradigma de la conservación de la biodiversidad a nivel Europeo. Sin embargo, sobre este Espacio se ciernen numerosas amenazas que actúan en detrimento de sus valores naturales. En el caso de los peces, el descenso de la calidad y cantidad de agua que llega a la zona de marisma, así como la proliferación de infraestructuras que limitan la conectividad de la marisma con el tramo bajo del río Guadalquivir inciden negativamente en su estado de conservación actual.

En esta tesis doctoral se analiza el estado actual de la comunidad de peces en dicho Espacio Natural aumentando significativamente la información relacionada con su biología y ecología. Además, se estudian los efectos de la reducción de la conectividad y de la influencia mareal sobre este grupo vertebrado. Se confirma un decremento histórico en el número de especies nativas junto con un aumento de las exóticas invasoras que dominan prácticamente en la totalidad de hábitats y periodos estudiados. La red de charcas temporales de la marisma y los lucios muestran una comunidad de peces generalistas muy diferente a la de otros sistemas similares sin restricción mareal. Se analiza esta degradación y su relación con los procesos de aislamiento y de disminución de la circulación del agua.

Los estudios sobre el efecto de la restricción mareal en marismas europeos son muy escasos. Así, los resultados obtenidos deberían ayudar a desarrollar un plan de gestión de la biodiversidad acuática no sólo para este espacio natural sino para otros de similar naturaleza.

Raquel Moreno Valcárcel
Tesis doctoral

La comunidad de peces en la marisma del Espacio Natural Doñana



TESIS DOCTORAL

La comunidad de peces en la marisma del Espacio Natural Doñana: composición, dinámica e influencia de la restricción mareal



Raquel Moreno Valcárcel
Marzo 2015



Facultad de Ciencias
Universidad de Córdoba

TITULO: *La comunidad de peces en la Marisma del Espacio Natural de Doñana: composición, dinámica y efectos de la Restricción Mareal.*

AUTOR: *Raquel Moreno Valcárcel*

© Edita: Servicio de Publicaciones de la Universidad de Córdoba. 2015
Campus de Rabanales
Ctra. Nacional IV, Km. 396 A
14071 Córdoba

www.uco.es/publicaciones
publicaciones@uco.es



DEPARTAMENTO DE ZOOLOGÍA
UNIVERSIDAD DE CÓRDOBA



***La comunidad de peces en la marisma del
Espacio Natural Doñana: composición, dinámica e
influencia de la restricción mareal***



TESIS DOCTORAL

Raquel Moreno Valcárcel

Córdoba, 2015

UNIVERSIDAD DE CÓRDOBA

***La comunidad de peces en la marisma del
Espacio Natural Doñana: composición, dinámica e
influencia de la restricción mareal***

**Memoria presentada para optar al
Grado de Doctora en Ciencias Ambientales por la Universidad de Córdoba**

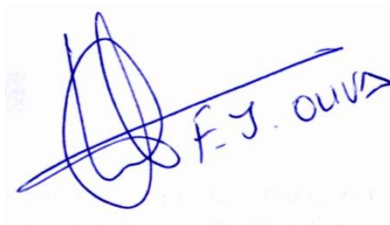


Fdo: Raquel Moreno Valcárcel

VºBº Directores de tesis:



Fdo: Carlos Fernández Delgado
Universidad de Córdoba



Fdo: Francisco J. Oliva Paterna
Universidad de Murcia

Córdoba, 2015

DON CARLOS FERNÁNDEZ DELGADO, CATEDRÁTICO DE LA UNIVERSIDAD DE CÓRDOBA, Y DON FRANCISCO JOSÉ OLIVA PATERNA, PROFESOR CONTRATADO DOCTOR DE LA UNIVERSIDAD DE MURCIA,

INFORMAN:

Que la tesis titulada “***La comunidad de peces en la marisma del Espacio Natural Doñana: composición, dinámica e influencia de la restricción mareal***” de la que es autora la licenciada en Ciencias Ambientales Doña RAQUEL MORENO VALCÁRCEL, ha sido realizada bajo nuestra dirección y asesoramiento en el Departamento de Zoología de la Universidad de Córdoba y en el Departamento de Zoología y Antropología Física de la Universidad de Murcia, y reúne las condiciones científicas necesarias para ser presentada ante el tribunal correspondiente con el fin de obtener el Grado de Doctora en Ciencias Ambientales por la Universidad de Córdoba.

Y para que conste, y a los efectos oportunos, firmamos el presente informe en
Córdoba,



Fdo: Carlos Fernández Delgado
Universidad de Córdoba



Fdo: Francisco J. Oliva Paterna
Universidad de Murcia



TITULO DE LA TESIS:

***La comunidad de peces en la marisma del
Espacio Natural Doñana: composición, dinámica e
influencia de la restricción mareal***

DOCTORANDA: RAQUEL MORENO VALCÁRCEL

INFORME RAZONADO DE LOS DIRECTORES DE LA TESIS

La doctoranda ha llevado a cabo un amplio trabajo de investigación durante este periodo de formación, obteniendo importantes resultados en el ámbito de la Ictiología y la Ecología aplicada.

La tesis doctoral se ha desarrollado favorablemente, dando lugar a un trabajo de investigación que se ha publicado en dos revistas internacionales:

Moreno-Valcárcel R, Oliva- Paterna FJ, Arribas C, Fernández-Delgado C. 2012. Length-weight relationships for 13 fish species collected in the Doñana marshlands (Guadalquivir estuary, SW Spain). *Journal of Applied Ichthyology*, 28: 663-664.

Moreno-Valcárcel R, Oliva- Paterna FJ, Arribas C, Fernández-Delgado C. 2013. Fish composition and assemblage in the anthropogenic-modified tidally-restricted Doñana (Spain) marshlands. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 119: 54-63.

Y en varias comunicaciones en congresos:

Moreno-Valcárcel R, Oliva-Paterna FJ, Fernández-Delgado C. 2010. Fish assemblage from the Doñana marshland: spatial and temporal variability. XV

Congreso de la Asociación Ibérica de Limnología. Organizado por la Sociedad Ibérica de Ictiología. Ponta Delgada (Açores). Portugal.

Moreno-Valcárcel R, Oliva-Paterna FJ, Fernández-Delgado C. 2010. Fish assemblage into the Doñana marshland: an example of degradation related to lost in connectivity. 9th Internacional Congress on the Biology of Fish. Organizado por la American Fisheries Society. Barcelona (España).

Moreno-Valcárcel R, Oliva-Paterna FJ, Fernández-Delgado C. 2012. Evaluación histórica de la distribución de peces de Doñana. IV Jornadas Ibéricas de Ictiología. Organizado por la Sociedad Ibérica de Ictiología. Girona (España).

Moreno-Valcárcel R, Oliva-Paterna FJ, Fernández-Delgado C. 2012. Impacto ambiental de la Montaña del Río sobre la comunidad de peces del Parque Nacional de Doñana. IV Jornadas Ibéricas de Ictiología. Organizado por la Sociedad Ibérica de Ictiología. Girona (España).

Fernández de la Rosa JL, **Moreno-Valcárcel R**, Oliva-Paterna FJ, Fernández-Delgado C. 2012. Conectividad y estado de conservación de la ictiofauna en la marisma del espacio natural de Doñana. IV Jornadas Ibéricas de Ictiología. Organizado por la Sociedad Ibérica de Ictiología. Girona (España).

Por todo ello, se autoriza la presentación de la tesis doctoral.

Córdoba, 10 de febrero de 2015

Firma de los directores



Fdo: Carlos Fernández Delgado
Universidad de Córdoba



Fdo: Francisco J. Oliva Paterna
Universidad de Murcia

A mi Padre

*Azucena, es pequeña, larga, fría y escamosa.
Esquivándome escapa siempre por los confines del río,
huye en su peregrinaje a un mar tan lejano que aquí pocos hemos oído hablar de él,
el mar de los Sargazos, como si estuviera dedicado a otro pez.
Azucena, es orgullosa y cariñosa,
y cuando pasa ante la gente de Isla Mayor, el molinero comenta:
"tié orte".*

*Tiene porte, porte y corazón, para mantenerse en el río,
cuando este viene cargado y crecido, de ansia, de avaricia... de inconsciencia.
Ciertamente tiene mucho porte mi Azucena.
¡Azucena! ¿Te acuerdas cuando éramos niños y la noche caía a girones morados?
¿Recuerdas cuando el río sonaba fresco y a patio de colegio?
¡Y míralo ahora Azucena! que el río baja oscuro, denso, copado con fragancias de
canciones lúgubres y del tañir de las campanas cuando tocan a muerto.
¿Recuerdas la noche Azucena?,
cuando trotaba blanca, de ribera en ribera, de estrella en estrella,
y cuando el día nos anegaba de azul las escamas y de sol las lágrimas saltadas.
¡¿Te acuerdas azucena? ¿Te acuerdas qué bella era Doñana?!
¿Y dónde han quedado, la noche morada, las riberas y las estrellas que trotaban?*

*Ayer andando por el río vi algo que jamás quise ver,
el sol se ocultó tras las dunas inquietas,
y cambió sus ricas ropas por las de un mendigo,
cogió sus arrobos de oro, de plata y bronce,
y las sacó del río.
Y negra se quedó la noche morada,
en silencio se quedó el río,
como el patio de un colegio sin niños,
como un niño sin algarada,
como una algarada sin escuela.
Y es que ya no juegan en el río, el orgulloso esturión, el esquivo sábalo, la alegre
lamprea.
¡Pero yo Azucena, no dejaré que tu carne marchita, composte el limo del fondo del
río!
¡Yo! Lucharé porque tú juegues remontando las aguas, de nuestra dorada tierra.
Aunque tenga que arropar en invierno mi piel con frío,
¡Yo lucharé!, lucharé por nuestro río.*

Por Jorge Lucena Pérez.
Córdoba, julio de 2014.

ÍNDICE

Agradecimientos.....	i
Preliminares y estructura de la memoria de tesis doctoral.....	iii
Introducción general y objetivos.....	1
Área de estudio.....	9
Capítulo 1. La ictiofauna del Espacio Natural Doñana: inventario y variación histórica	
Introducción.....	20
El Espacio Natural y la marisma de Doñana.....	22
Antecedentes y fuentes de información.....	23
Inventario de especies: presencias históricas y actuales.....	26
Cambios históricos en la composición de peces.....	27
Estatus de conservación de las especies.....	38
Capítulo 2. Relaciones longitud-peso de las especies dominantes en la marisma del Espacio Natural Doñana	
Introducción.....	41
Metodología	
Área de estudio.....	42
Metodología de muestreo y laboratorio.....	43
Análisis estadístico.....	44
Resultados y discusión.....	44
Capítulo 3. Variación espacio temporal de la comunidad de peces en la marisma del Espacio Natural Doñana	
Introducción.....	47
Metodología	
Área de estudio.....	49
Metodología de muestreo y variables ambientales.....	49
Análisis de datos.....	52
Resultados	
Variables ambientales.....	53
Composición de la comunidad de peces.....	53
Estructura espacial y temporal de la comunidad de peces.....	55
Discusión	
Composición de peces y estructura funcional.....	63
Variación de la distribución espacial y temporal.....	66

Capítulo 4. Composición y distribución espacial de la comunidad de peces en las charcas temporales de la marisma del Espacio Natural Doñana

Introducción.....	69
Metodología	
Área de estudio.....	71
Metodología de muestreo.....	74
Análisis de datos.....	78
Resultados.....	79
Discusión.....	84

Capítulo 5. Efectos de la restricción mareal en la marisma del Espacio Natural Doñana: estudio del impacto sobre la comunidad de peces

Introducción.....	90
Metodología	
Área de estudio, diseño experimental y metodología de muestreo.....	93
Análisis multivariante.....	96
Análisis univariante.....	98
Resultados	
Composición y estructura de la comunidad de peces.....	98
Análisis multivariante.....	99
Análisis univariante.....	100
Discusión.....	109

Discusión general.....	114
-------------------------------	------------

Conclusiones.....	122
--------------------------	------------

Abstract.....	125
----------------------	------------

Conclusions.....	135
-------------------------	------------

Referencias bibliográficas.....	138
--	------------

Anexo I

Anexo II

AGRADECIMIENTOS

Son muchas las personas e instituciones a las que me gustaría agradecer su implicación en esta tesis, ya que sin su ayuda este trabajo no habría sido posible.

En primer lugar, agradezco a mis directores Carlos Fernández Delgado y Francisco J. Oliva Paterna haberme dado la oportunidad de investigar sobre los peces de Doñana y de formar parte de sus grupos de investigación. Su motivación por la conservación de la naturaleza ha sido inspiradora para mí durante este proceso de formación.

Quiero mostrar mi agradecimiento a Manuel Ruíz Sánchez, por todo lo que me ha enseñado sobre el funcionamiento de la marisma y de sus peces. Cuando le conocí apenas sabía lo que era una marisma y después de tantas horas poniendo y quitando redes junto a él puedo decir que este tiempo quedará para siempre grabado en mi memoria.

Agradezco enormemente a Ramón De Miguel, Juan Luis Fernández de la Rosa, Carmen Arribas y Placido Horda su ayuda en parte de los muestreos llevados a cabo para la realización de este trabajo.

Muchas gracias a Pilar Drake, Pilar Nieto, Antoni Terlizzi, Stanislaw Bevilaqua, Luis Cayuela, Eva Hernández, Francisco Baldó y Manuel Díez-Minguito, grandes científicos que siempre han encontrado hueco para recibirme y ayudarme con las dudas que me han surgido sobre la identificación y ecología de las especies y sobretodo de estadística.

Quiero mostrar mi agradecimiento a la línea de investigación en Biología y Conservación de Vertebrados Acuáticos ubicada en el Departamento de Zoología y Antropología Física de la Universidad de Murcia, tanto a Francisco J. Oliva Paterna y a Mar Torralva como profesores que me motivaron a comenzar en el mundo de la conservación, como a mis compañeros Ana Ruiz, David Verdiell, Andrés Egea,

Antonio García y Asun Andreu, siempre dispuestos a ayudarme y a compartir sus conocimientos conmigo.

Agradezco al personal del Espacio Natural y de la Estación Biológica de Doñana su ayuda en todas las dudas y contratiempos que han ido surgiendo en el transcurso de los muestreos y posterior procesamiento de la información, en especial a Rocío Astasio, Miguel Ángel Bravo e Isidro Román.

Thanks to all the staff of the Institute of Estuarine and Coastal Studies (University of Hull), especially to Mike Elliott, Anita Franco, Ana Álvarez and Rafael Pérez-Domínguez, who welcomed me for three months as part of a research stay and helped me in the conceptualization of this dissertation.

La obtención de los datos para este trabajo se realizó en su mayoría gracias a la financiación de Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía y parcialmente a través del Ministerio de Ciencia y Educación (proyecto ICTS de la Estación de Biológica de Doñana).

El toque artístico de esta tesis se lo debo a María Abellán con sus arreglos de fotografía y portada y a Jorge Lucena por su poesía. Muchas gracias a los dos por formar parte de este trabajo.

Thanks to Hayley Dean y Stephanie A. Kroll for helping me with the translation.

Ramón, Carmen, Alex, Fran, Kike, Chapo, Patri, Lourdes, Raquel, Eugenia, Pepe, Carpio, Hayley... han sido compañeros de Departamento con lo que he compartido inquietudes y buenos momentos. Muchas gracias a todas y todos.

También quería agradecer a todas mis amigas y amigos de Córdoba, Tobarra, Murcia y Albacete sus ánimos y su comprensión durante este tiempo, y especialmente a las personas que más han sufrido y aguantado los vaivenes de los últimos momentos de esta tesis: Juan, Ramón, Eva y, sobre todo, Jorge.

Muchas gracias a mi familia, por apoyarme y confiar en mí siempre.

PRELIMINARES Y ESTRUCTURA DE LA MEMORIA DE TESIS DOCTORAL

Acorde con la normativa reguladora de los estudios de doctorado de la Universidad de Córdoba (aprobada por Consejo de Gobierno de 21 de diciembre de 2011), la presente memoria se conforma de un trabajo original de investigación elaborado por la doctoranda, Lda. Raquel Moreno Valcárcel, bajo la supervisión del C.U. Carlos Fernández Delgado (Universidad de Córdoba) y del Dr. Francisco J. Oliva Paterna (Universidad de Murcia). A día de la exposición, parte de la información ha sido publicada en dos revistas científicas y en varios congresos internacionales, cumpliendo así los indicios de calidad para la presentación de la tesis requeridos por la normativa de la Universidad de Córdoba. Concretamente se han presentado comunicaciones en el “9th International Congress on Biology of Fishes” (Barcelona), en el “XV Congreso de la Asociación Ibérica de Limnología” (Islas Azores) y en las “IV Jornadas Ibéricas de Ictiología” (Girona). Los artículos publicados han sido relativos a las relaciones longitud-peso de los peces de la marisma (Journal of Applied Ichthyology, Q3; Anexo I) y a la variabilidad espacio-temporal de la comunidad de peces de la marisma del Espacio Natural Doñana (Estuarine, Coastal and Shelf Science, Q2; Anexo II).

La organización y estructura de la memoria presentada puede considerarse una modificación al documento clásico normalmente presentado para la defensa de una tesis doctoral. La misma consta de cinco capítulos con entidad homogénea, pero no independientes en relación a la finalidad conjunta del trabajo. Además de los capítulos, se ha incluido un apartado inicial con los antecedentes, finalidad y objetivos principales de la tesis (Introducción y Objetivos Generales), así como también se incorpora un epígrafe descriptor del ámbito geográfico objeto de estudio (Área de Estudio). En la parte final de la memoria se realiza una síntesis de los resultados principales con una discusión sobre los mismos (Discusión General) y se exponen las conclusiones del trabajo (Conclusiones Generales). También se incluye un resumen y conclusiones en inglés, acorde con lo exigido con la

normativa de la Universidad de Córdoba para la obtención de la Mención Internacional. En cualquier caso, se ha perseguido hacer de cada capítulo una unidad que permitiera extraer de ella resultados concretos y que posibilitara una discusión autónoma, si bien, en su conjunto proporcionan información que se complementa para responder a los objetivos principales y la finalidad de la tesis. El aspecto negativo de esta estructura es la repetición insalvable de determinados elementos comunes, básicamente referentes a la metodología de estudio y discusión de resultados.

Los trabajos que se incluyen en esta memoria corresponden a estudios realizados en el contexto del Grupo de Investigación *Aphanius* establecido en el Departamento de Zoología de la Universidad de Córdoba. El grueso de la información analizada se obtuvo a raíz del Convenio firmado entre la Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía y la Universidad de Córdoba para la realización del Proyecto de Investigación titulado "Los peces como organismos indicadores de la eliminación y permeabilización de la Montaña del Río". Por otra parte, también se obtuvieron datos gracias al segundo programa "ICTS Reserva Científica de Doñana (ICTS-2009-39), Ministerio de Ciencia y Educación" que seleccionó el proyecto "Contribution to the knowledge of Doñana fish community: Caracoles lucios and oriental marshland sector" para su realización dentro de los límites del Parque Nacional (convocatoria de 2010). Adicionalmente, también se han obtenido datos del "Equipo de Seguimiento de los Procesos Naturales de la Estación Biológica de Doñana" (Consejo Superior de Investigaciones Científicas).

INTRODUCCIÓN GENERAL Y OBJETIVOS

Desde un punto de vista etimológico, estuario proviene de la palabra latina *aestus*, que significa marea, o más concretamente de *asetuarium*, que significa mareal, marisma o canal. Su definición ha ido variando a lo largo del tiempo (Pritchard 1967, Fairbridge 1980, Day 1980) y, de una manera muy global, se considera que son las zonas de transición entre los océanos, los ecosistemas terrestres, los ríos y la atmósfera (Day *et al.* 1989, Butler y Weis 2009). Dentro del concepto de estuario se incluyen distintas formaciones con características físicas, químicas y topográficas muy variables y dinámicas. En función de esta variabilidad existen diferentes tipos de estos ecosistemas, encontrándose entre los más frecuentes los deltas, las lagunas costeras, fiordos, rías y estuarios de llanura (McLusky y Elliott 2004).

Estos sistemas estuáricos consisten en una compleja mezcla de varios tipos de hábitat, que a su vez se encuentran interrelacionados entre sí. Estas interrelaciones se aprecian por ejemplo en su hidrología, en el transporte de sedimentos, en la transferencia de nutrientes y en el modo en que los animales se desplazan entre ellos estacionalmente y durante los ciclos mareales (French 1997, Pihl *et al.* 2002, Doody 2008). Uno de los hábitats más propios de estos sistemas son las marismas, cuyas principales características son su carácter intermareal y la gran cantidad de sedimentación que se da en ellas. Además, son zonas dominadas por macrófitos y tipologías de hábitat muy influenciadas por la salinidad. Dentro de las marismas se encuentra otra gran variedad de mesoambientes tales como charcas temporales, pozas submareales y canales intermareales (Pihl *et al.* 2002), que son habitados por una serie de organismos que tienen la capacidad de adaptarse fisiológicamente a las variaciones en salinidad típicas (McLusky y Elliott 2004, Butler y Weis 2009).

Se estima que un 80% de las especies marinas de peces y moluscos comerciales dependen, en alguna fase de su ciclo de vida, de las zonas estuáricas (Weinstein y Kreeger 2000). Para determinadas especies de peces, los estuarios son considerados como ecosistemas esenciales debido al papel que, por ejemplo,

juegan en distintas facetas tróficas o reproductoras de su ciclo de vida, o conformando zonas de alevinaje y áreas de paso para especies diádromas (Elliott y Hemingway 2002). En función del tipo de adaptación de las especies a estos ambientes, los peces presentan diferentes estrategias de vida que han evolucionado en consonancia a la gran variabilidad de condiciones que se dan en estos medios de transición (Elliott *et al.* 2007, Franco *et al.* 2008).

Las zonas estuáricas proveen de un amplio rango de servicios a los seres humanos, tales como la protección natural de la línea de costa frente a tormentas e inundaciones, el mantenimiento de la calidad del agua, la detoxificación y depuración de aguas, soporte para el turismo y otras actividades culturales y espirituales, etc. (UNEP 2006, Bromberg-Gedan *et al.* 2009, Barbier *et al.* 2011). Además, se considera que estas zonas se encuentran entre las más productivas del planeta gracias a su alta concentración de nutrientes y su eficiente ciclo de energía (Butler y Weis 2009). De hecho, a lo largo de la historia, los estuarios han sido las zonas más pobladas del mundo por su importancia en las rutas de navegación y debido a que gracias a su productividad biológica proveen de una gran cantidad de alimentos para los seres humanos (UNEP 2006, Wolanski 2007). El resultado actual es que las zonas estuáricas se encuentran sometidas a una gran presión humana que afecta notablemente a sus funciones y atributos (McLusky y Elliott 2004, Bromberg-Gedan *et al.* 2009). Una de las principales afecciones históricas es la desecación y transformación de amplias zonas estuáricas en áreas dedicadas a la agricultura (Butler y Weis 2009). En la actualidad, las zonas estuáricas sufren de otras grandes amenazas como la introducción de especies exóticas, la contaminación, la sobrepesca y la proliferación de infraestructuras hidráulicas (McLusky y Elliott 2004, Vasconcelos *et al.* 2007, Wolanski 2007, Bromberg-Gedan *et al.* 2009, Courrat *et al.* 2009, Butler y Weis 2009, Crane y Solomon 2010). Afortunadamente, la concepción sobre estos ecosistemas ha variado en los últimos años, reconociéndose que la pérdida o deterioro de los humedales reducen su capacidad de producir bienes y servicios, asociándose por lo tanto con costes económicos (Butler y Weis 2009).

Los impactos generados en ecosistemas estuáricos son muy severos y relevantes en lo que concierne a sus comunidades y poblaciones de peces. Así por ejemplo, en estudios recientes se ha confirmado la presencia de alteraciones fisiológicas y cambios en los hábitos alimenticios o reproductivos de las especies como consecuencia de procesos de contaminación (Wise y Wise 2011, Mearns *et al.*

2011, Weis y Candelmo 2012). También se ha observado la reducción o incluso la pérdida de caladeros y el colapso de especies comerciales a consecuencia de la sobrepesca dentro de los estuarios (Liu y De Mitcheson 2008). Otros estudios reflejan efectos negativos sobre el reclutamiento y alteraciones en la dinámica de la comunidad de peces causados por infraestructuras hidráulicas (Harrington y Harrington 1982, McGovern y Wenner 1990, Pollard y Hannan 1994, Ritter *et al.* 2008). Finalmente, también en estos ecosistemas, las invasiones biológicas por especies exóticas causan perjuicios en la comunidad de peces nativos, tales como la hibridación e introgresión genética, competencia por los recursos tróficos y por el hábitat, depredación y alteraciones en procesos ecosistémicos (Cohen y Carlton 1995, Moyle 1999, Arndt *et al.* 2000, Schroeter y Moyle 2006, Lercari y Bergamino 2011).

En este contexto, el incremento de conocimiento científico sobre la estructura y funcionamiento de los ecosistemas marismesños, así como de la composición y dinámica de sus comunidades biológicas (Branco *et al.* 2008, Franco *et al.* 2008), es una herramienta básica para su gestión y conservación, tanto desde un componente socioeconómico como conservacionista (Hulme 2014, Luisetti *et al.* 2014). Normalmente, no hay factores únicos ni obvios que causen el detrimento de las comunidades biológicas, sino que suele ser una combinación de varios factores los que actúan para propiciar la pérdida de especies y el perjuicio de las comunidades (Primack y Ros 2002, Helfman 2007). Por esto se considera interesante incrementar la investigación en conservación para identificar y documentar las causas del deterioro de las comunidades de peces y la extinción de especies, además de para determinar qué causas están interaccionando e idear actividades de restauración que aborden la problemática (Soulé y Orians 2001, Helfman 2007). En conjunto, una gestión eficiente debe estar basada en el conocimiento científico de las comunidades y del conjunto de los ecosistemas implicados (Dudgeon *et al.* 2006).

Los peces de la marisma del Espacio Natural Doñana: una comunidad escasamente conocida

El área de estudio que nos ocupa en este trabajo, la marisma del Espacio Natural Doñana, se encuentra entre los humedales más grandes de España y se considera una de las mayores reservas biológicas de Europa (García-Novo y Marín-Cabrera 2006). La zona muestra una gran heterogeneidad de cuerpos de agua que

proporciona al espacio una elevada riqueza de especies en todos los grupos faunísticos relacionados con los ecosistemas acuáticos (Keller *et al.* 1995, Toja y Serrano 2006, Díaz-Paniagua *et al.* 2005, Fahd *et al.* 2009, Ministerio de Medio Ambiente 2009).

Dentro de los vertebrados acuáticos presentes en la zona, los peces se consideran como un grupo muy interesante desde una perspectiva conservacionista (Fernández-Delgado *et al.* 2000, Fernández-Delgado y Elvira 2004, Fernández-Delgado 2006). En este espacio, la comunidad de peces se encuentra compuesta por una mezcla de especies dulceacuícolas, estuáricas, marinas migrantes y catádromas, muchas de ellas especies endémicas de la Península Ibérica o de Andalucía, así como especies que se encuentran críticamente amenazadas (Fernández-Delgado *et al.* 2000). Además, esta comunidad conforma un elemento clave en el ecosistema dada su importancia como consumidores primarios y secundarios, pero también como base alimenticia para otros grupos de vertebrados (Montesinos *et al.* 2008, Román 2011). Por otro lado, pese a que la pesca comercial no está permitida dentro de los límites del Espacio Natural, la gran productividad de este ecosistema y su función como zona de cría de alevines de distintas especies comerciales de origen marino son fundamentales para las pesquerías que se desarrollan en la zona de la bahía de Cádiz (Baldó y Drake 2002, Sobrino *et al.* 2005, García-Isarch *et al.* 2006, Ramos *et al.* 2012).

Existen varios estudios publicados relacionados con la comunidad de peces del conjunto del estuario y marismas del Guadalquivir, como los realizados por Hernando (1978), Fernández-Delgado (1987), Fernández-Delgado *et al.* (2000), Drake *et al.* (2002), García-González (2005) y González-Ortegón *et al.* (2012). No obstante, la información específica y centrada en la fauna piscícola de la propia marisma del Espacio Natural es escasa, considerándose incluso como unos de los grupos de vertebrados menos estudiados en el contexto de dicho espacio hasta finales del siglo XX (Prieto *et al.* 1998).

La marisma del Espacio Natural Doñana es el único resto natural que queda de las primitivas marismas del Guadalquivir, que redujeron su superficie en un 80% a partir de la segunda mitad del siglo XX debido fundamentalmente a la roturación del suelo para su explotación agrícola (Clemente *et al.* 2004, García-Novo y Marín-Cabrera 2006). En la actualidad, la totalidad de la superficie de estas marismas se

encuentra protegida bajo la figura de Parque Nacional restringiendo los usos del territorio exclusivamente a aspectos conservacionistas y científicos (Decreto 48/2004 BOJA). A pesar de la protección aludida, la marisma soporta una gran cantidad de impactos que se ejercen directamente sobre ella o a consecuencia de los usos que se realizan en el territorio circundante (Fernández-Delgado 2005, Martín-López *et al.* 2011). Uno de los impactos que más repercusión ha tenido sobre el ambiente marismeño ha sido la reducción de los insumos de agua, que en los últimos años se han visto reducidos a un tercio de los aportes originales (Bayán-Jardín y Dolz-Ripollés 1995, Saura 1999, Serrano *et al.* 2006, Clemente *et al.* 2004). Para paliar los efectos de esta reducción en el ciclo hidrológico anual, se realizaron diversas obras tales como el acrecimiento del levé o relieve perimetral que rodea de manera natural el cauce principal de río Guadalquivir, conocido como *La Montaña del Río*, o como la construcción de compuertas en los canales intermareales, dejando a la marisma progresivamente aislada con respecto al cauce principal del Guadalquivir (Rodríguez-Ramírez y Clemente-Salas 2002, García-Novo *et al.* 2007). Además, tras el accidente minero de Aznalcóllar, se sellaron las posibles vías de entrada del vertido tóxico (Saura *et al.* 2001, García-Novo y Marín-Cabrera 2006), quedando configurada una marisma de carácter limnético, con una reducción significativa en su conectividad aislándola de la influencia mareal y de los procesos estuáricos propios del bajo Guadalquivir (ver apartado Área de estudio).

Pese a ser un Espacio Natural Protegido emblemático, considerado paradigma de la conservación a nivel nacional, el Espacio Natural Doñana cuenta con una realidad socioeconómica y una cantidad de amenazas sobre sus ecosistemas acuáticos que inciden negativamente en la conservación de la comunidad de peces (Fernández-Delgado 2005, Martín-López *et al.* 2011, Palomo *et al.* 2014). Han sido pocos los estudios que han analizado el grado de afección que los diferentes impactos ambientales puedan tener sobre la comunidad de peces, siendo en su mayoría estudios toxicológicos (Cordón *et al.* 1987, González *et al.* 1984, Rincón 1986, Rincón *et al.* 1986) muchos de ellos realizados a raíz del accidente minero de Aznalcóllar (Drake *et al.* 1999, De Miguel 2013, De Miguel *et al.* 2013). Por lo tanto, no se tiene conocimiento de cómo inciden los eventos de sequía o el efecto de la reducción en la conectividad entre los ecosistemas adyacentes sobre la comunidad de peces de la marisma del Espacio Natural Doñana. Además, la información sobre la composición de peces de la marisma de Doñana se encuentra relativamente poco actualizada (revisión en Fernández-Delgado *et al.* 2000). Con el conjunto de

estudios desarrollados en esta tesis doctoral se pretende completar la información relacionada con la biología y ecología de este grupo de vertebrados, así como estudiar en qué manera el efecto de la falta de conectividad está incidiendo sobre la misma.

OBJETIVOS

La conservación de la diversidad biológica en la marisma del Espacio Natural Doñana, vulnerable a múltiples impactos y procesos, debe ser una prioridad en el diseño y ejecución de sus estrategias de gestión. A pesar del interés científico y conservacionista de su comunidad de peces, la ausencia de conocimientos sobre la misma debe considerarse notable hasta el inicio de los estudios inmersos en el presente trabajo. De este modo, resultaba necesario intensificar la investigación en aspectos básicos sobre la biología y ecología de la comunidad de peces para obtener bases científicas necesarias en su gestión. Así, los objetivos principales de este trabajo se encuadran en una serie de estudios cuya finalidad conjunta ha sido aportar información actualizada sobre la composición, estructura y dinámica de la ictiofauna de la marisma del Espacio Natural Doñana.

OBJETIVO 1: Caracterizar la ictiofauna del Espacio Natural Doñana atendiendo a su variación histórica.

- Determinar el inventario actual de peces de Doñana analizando el estatus de conservación de sus especies, así como la variación en su composición a lo largo del tiempo.
- Analizar las tendencias poblacionales en la comunidad de peces en función de los cambios temporales observados en su presencia.
- Establecer las relaciones longitud-peso de las especies dominantes en la marisma del Espacio Natural Doñana.

OBJETIVO 2: Describir la composición y estructura de la comunidad de peces de la marisma del Espacio Natural Doñana.

- Determinar la composición específica y de grupos funcionales en relación con el uso que hacen de la marisma.
- Analizar la variación espacial y temporal de la riqueza, abundancia y biomasa de los taxones presentes.
- Caracterizar la composición y estructura de la comunidad de peces presente en el sistema de charcas temporales típico de la marisma, estudiando la influencia del hábitat y de factores relacionados con su conectividad.

OBJETIVO 3: Estudiar el impacto a largo plazo causado por los efectos de la restricción mareal sobre la comunidad de peces de la *marisma externa* de Doñana.

- Determinar la posible existencia de un impacto ambiental causado por la falta de conectividad y la restricción mareal entre la franja externa de la marisma de Doñana y la parte baja del estuario del Guadalquivir.
- Analizar de manera comparada la composición y estructura de la comunidad de peces en una marisma con restricción mareal con otras marismas control localizadas en la misma área biogeográfica.

ÁREA DE ESTUDIO

La comarca de Doñana se encuentra enclavada en el suroeste de la Península Ibérica, justo en la desembocadura del río Guadalquivir (Fig. 1). Su génesis surge de una sucesión de procesos de erosión y sedimentación, y su fisionomía ha ido variando a lo largo del tiempo de manera que la apariencia actual del Espacio Natural Doñana no cuenta con más de 200 años de antigüedad. Así, en tiempo de los romanos el Guadalquivir vertía sus aguas en el denominado Lago Ligustino (*Lacus Ligustinos*), que cubría la totalidad de las marismas del Guadalquivir. A consecuencia de la aparición de una barra arenosa que cerraba dicho lago, el estuario se fue colmatando con los sedimentos arrastrados por el Guadalquivir y el resto de cursos fluviales que desembocaban en el mismo, dando lugar a una gran llanura sedimentaria conocida como la marisma de Doñana (Rodríguez-Ramírez y Clemente-Salas 2002, Rodríguez-Ramírez *et al.* 2008, Rodríguez-Ramírez y Yáñez-Camacho 2008).

Se entiende como Espacio Natural Doñana a la conjunción de los territorios del Parque Nacional y el Parque Natural de Doñana. Además de estas figuras de protección, este espacio ha sido declarado como Reserva de la Biosfera, Zona de Especial Conservación (ZEC), Lugar de Importancia Comunitaria (LIC Doñana Norte y Oeste), Zona de Especial Protección para las Aves (ZEPA), Zona de Especial Protección de Importancia para el Mediterráneo (ZEPIM) y RAMSAR. Adicionalmente, el Espacio Natural Doñana es el único espacio protegido de Andalucía catalogado como Patrimonio de la Humanidad por las Naciones Unidas (Decreto 97/2005 BOJA). Su origen data de 1963, cuando el Fondo Mundial para la Conservación de la Naturaleza (WWF) adquirió 6794 ha de la zona del coto y la cedió al Consejo Superior de Investigaciones Científicas, declarándose así la Reserva Biológica de Doñana con fines de investigación y conservación (González 2006). Desde ese momento, este espacio ha ido aumentando en superficie progresivamente. Tras las últimas ampliaciones de 2004, el Espacio Natural Doñana cuenta con 54720 ha de Parque Nacional y 53709 ha del Parque Natural,

ofreciendo un área protegida de 108429 ha en su conjunto. No obstante, si se tiene en cuenta el área socioeconómica, el espacio cubre unas 250000 ha entre las provincias de Cádiz, Huelva y Sevilla (García-Novo y Marín-Cabrera 2006).

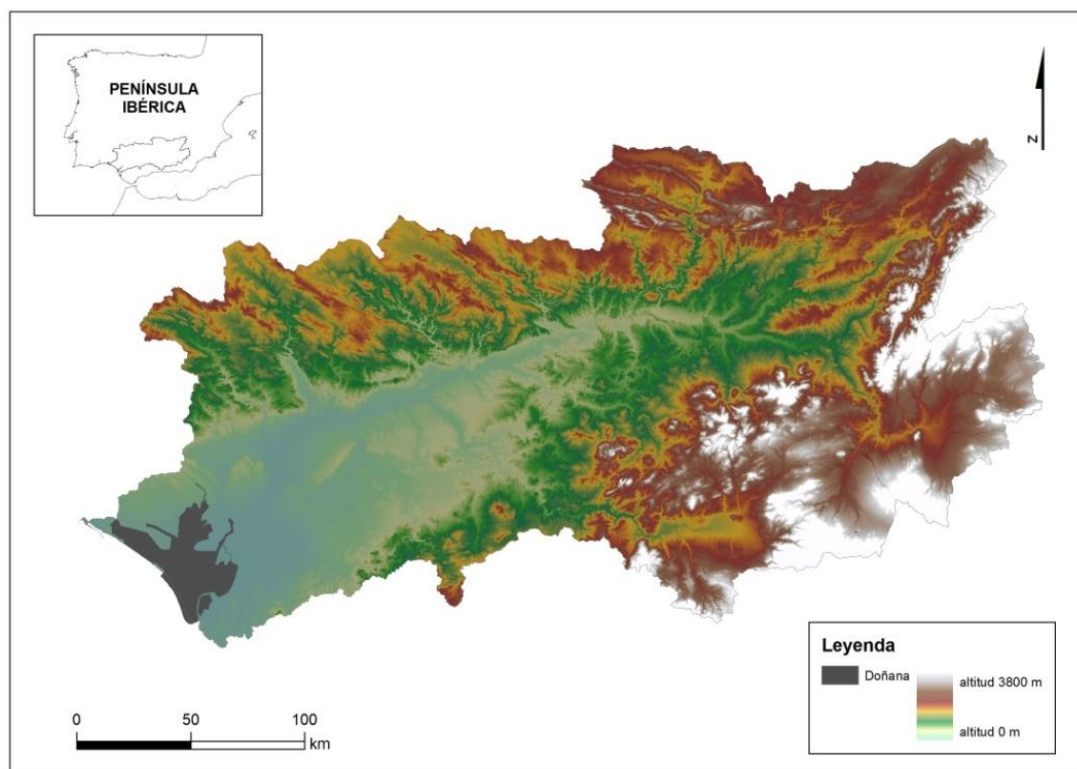


Figura 1. Localización del Espacio Natural de Doñana (sombreada en gris) en la cuenca del Guadalquivir.

Dada su estratégica localización geográfica entre los continentes europeo y africano, así como entre el océano Atlántico y el mar Mediterráneo, este espacio alberga una extraordinaria biodiversidad, pródiga en endemismos y especies amenazadas (Valverde 2003, Fernández-Delgado 2005, García-Novo y Marín-Cabrera 2006). Entre los grupos animales presentes en Doñana destacan por su importancia las aves (Máñez y Garrido 2002, García *et al.* 2004, Ministerio de Medio Ambiente 2009). No obstante, sus ecosistemas acuáticos son reconocidos por la riqueza de organismos microscópicos e invertebrados que posee, diversidad que se debe fundamentalmente a la gran heterogeneidad de los ambientes acuáticos presentes (Galindo *et al.* 1994, Toja y Serrano 2006, Fahd *et al.* 2009, Florencio *et al.* 2009). De la misma manera, los anfibios también representan un grupo de importancia (Díaz-Paniagua 1990, Keller *et al.* 1995, Rodríguez 2002, Díaz-Paniagua *et al.* 2005, Díaz-Paniagua *et al.* 2006, Ministerio de Medio Ambiente 2009).

El clima existente en el entorno de Doñana se corresponde con el denominado clima mediterráneo subhúmedo con influencia atlántica, caracterizado por la variabilidad intra- e interanual de sus precipitaciones, lo que condiciona la irregularidad de las aportaciones fluviales. Las temperaturas de la zona son suaves, donde los inviernos son cortos con heladas poco frecuentes (no más de 5 días por año) y los veranos calurosos. Las temperaturas máximas medias mensuales oscilan entre los 15,8 °C (enero) y los 32,4 °C (agosto), y las mínimas medias mensuales van desde los 4,4 °C en enero y los 15,7 °C en julio (Siljeström *et al.* 2002). La zona cuenta con un elevado número de horas de insolación, con una media anual del orden de 3000 horas. Los vientos predominantes son del este, que inciden en la desecación de la marisma durante la primavera y el principio del verano, y del suroeste, que contribuyen a suavizar las altas temperaturas durante el verano (Castroviejo 1993). La precipitación anual media es del orden de 537 mm, sin embargo este dato puede ser altamente variable pudiendo darse casos de periodos muy secos que no llegan a los 300 mm y otros que superan los 900 mm. Por lo general, las lluvias se concentran en unos pocos meses, dando lugar a una estación húmeda (de octubre a marzo) y una estación seca (de abril a septiembre) (Siljeström *et al.* 2002).

Atendiendo al origen geomorfológico, la hidrología y la naturaleza del sustrato, en Doñana se pueden distinguir a simple vista dos tipos de unidades ambientales: “el sistema eólico”, formado por sustrato arenoso de origen sedimentario y “las marismas”, formado por sustratos arcillosos. De la misma manera, la franja de contacto entre ambas unidades ambientales puede considerarse como una unidad ambiental independiente, debido a su importancia ecológica y funcional. Ésta es conocida como “la vera” (Siljeström *et al.* 1989, Clemente *et al.* 1993, García-Novo 1994, Clemente *et al.* 1997, Ramos 2002) (Fig. 2).

El “sistema eólico” es el resultado de la movilización de la arena sedimentada por el mar a lo largo del tiempo. Por la acción dominante de los vientos del E y SE se han ido formando dunas paralelas a la línea costera a lo largo del tiempo, que han ido fosilizando conforme se desplazan hacia el interior del continente. La extensión de este tipo de ecosistemas es algo menos de la mitad del Parque Nacional, unas 23000 ha. Dentro de esta unidad ambiental, destacan otras unidades de entidad propia como son la playa, el manto eólico estabilizado, sistema de dunas móviles y la flecha litoral (Fig. 2a) (García-Novo 1994, Montes *et al.* 1998, Borja y Pérez-González, 2001, Ramos 2002, Borja 2013).

El hecho de que el agua se infiltre a través de la arena da lugar a un sistema hidrológico de carácter subterráneo, que conforma un acuífero libre de gran importancia ecológica en el entorno y que alimenta los cuerpos de agua permanentes presentes en la zona de la vera (lagunas y navazos). De esta manera, el ecosistema de la vera está condicionado por la presencia de agua subterránea muy cercana a la superficie (Ramos 2002) (Fig. 2d).

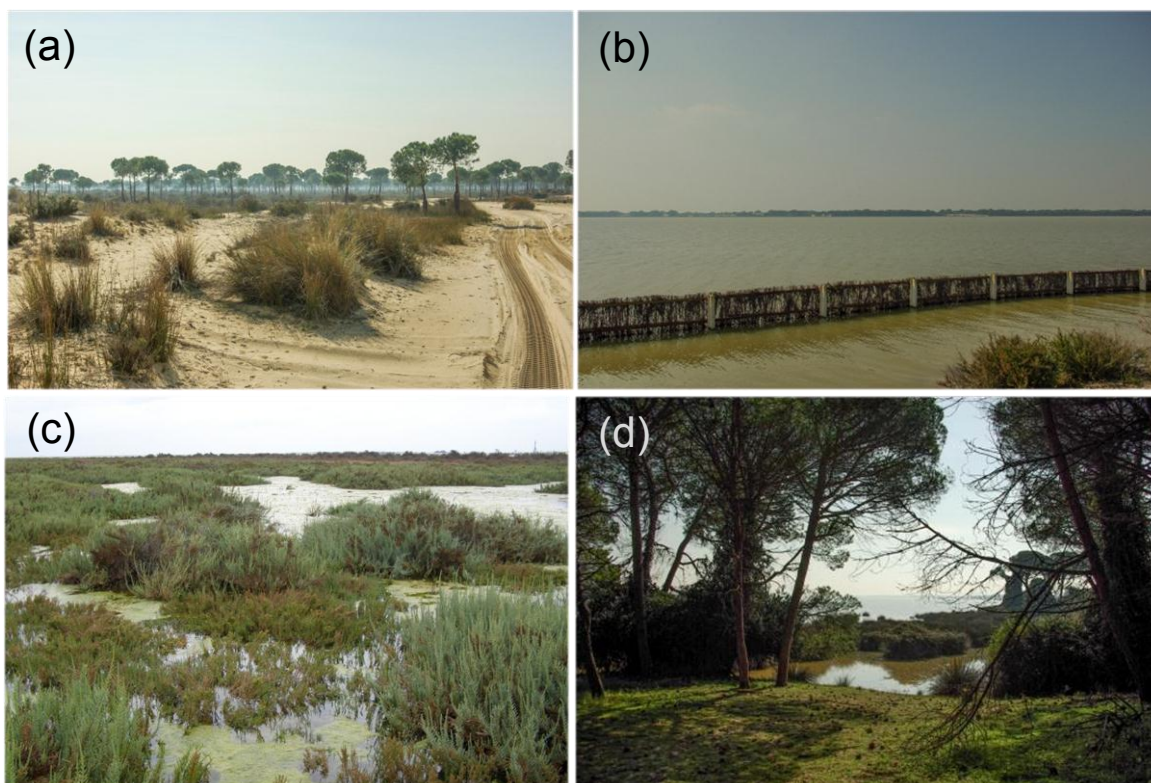


Figura 2. Imágenes representativas del sistema eólico (a), de la marisma (b, c) y de la vera (d).

La marisma del Espacio Natural Doñana

La unidad ecológica de la marisma (Fig. 2b; 2c), al ser donde se centran mayoritariamente los distintos estudios que se incluyen en esta tesis doctoral, merece una explicación más detallada de su formación y de su dinámica. Como se ha comentado anteriormente, la marisma está conformada sobre los terrenos del antiguo estuario del Guadalquivir rellenados a lo largo de los años por depósitos sedimentarios de arcillas. Debido a su escasa variación en topografía y a la vegetación arraigada en el sustrato, el agua circula a escasa velocidad a través de ella excepto en los momentos de riadas. De forma general, en la zona de marisma

se pueden distinguir pequeñas elevaciones correspondientes a bordes de cauces (actuales o abandonados) en función de la microtopografía, llamados paciles o vetas, zonas de transición que son antiguos cauces colmatados y zonas de depresión llamadas lucios, caños y quebradas (Fig. 3). Los lucios, poseen las cotas más bajas de la marisma y es en ellos donde se acumula el agua durante más tiempo (Fig. 3b), mientras que los caños y quebradas son los cauces por donde circula el agua superficial, aunque a escasa velocidad, ya que se encuentran parcialmente colmatados (Fig. 3c; 3d) (Ramos 2002, Rodríguez-Ramírez y Clemente-Salas 2002, Urdiales *et al.* 2010).

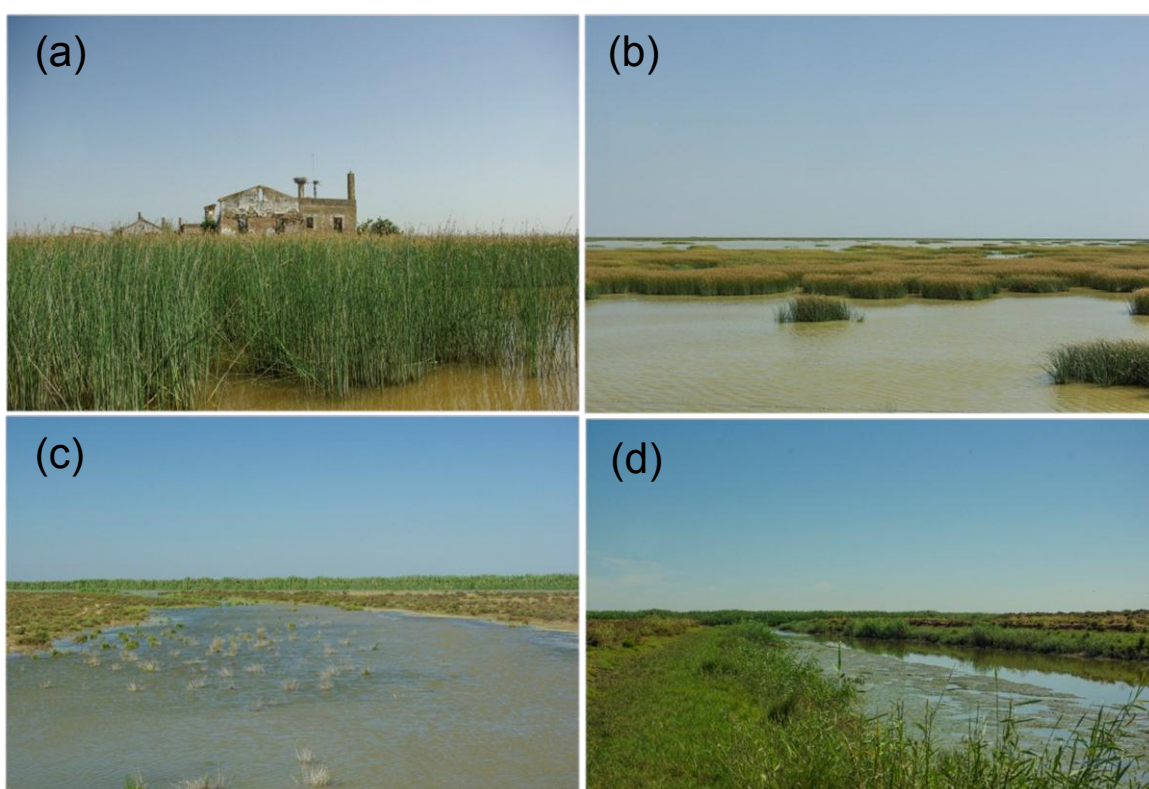


Figura 3. Casa de las Nuevas situada encima de una veta (a), lucio del Lobo (b) y caño de la Carrajola (c) y caño del Buen Tiro (d).

La zona de marisma se considera un medio muy productivo en lo referente a aves marinas, invertebrados, peces y anfibios (Fernández-Delgado *et al.* 2000, Díaz-Paniagua *et al.* 2005, García-Novo y Marín-Cabrera 2006, Junta de Andalucía 2005). Sin embargo, la biomasa media anual del fitoplancton en la marisma se considera baja pese a ser muy diversa en la zona intermareal, por lo que su productividad se basa mayormente en la gran biomasa de macrófitos acuáticos y algas epifíticas asociadas (Duarte *et al.* 1990, Reyes *et al.* 2007).

La vegetación dominante en los lucios y caños salobres está formada por plantas de hojas filiformes, que toleran la salinidad y la desecación. Las especies dominantes son *Chara* spp., *Potamogetum pectinatus* y *Ruppia drepanensis*. En la zona Norte de la marisma, con mayor influencia de agua dulce, domina una vegetación helófito con especies de los géneros *Scirpus* y *Juncus*. Este tipo de vegetación también se encuentra asociada a los márgenes de los lucios. Las especies más representativas de este tipo de vegetación son *Eleocharis palustris*, *Scirpus maritimus*, *Scirpus littoralis* y *Juncus subulatus*. Las zonas más elevadas al sur de la marisma, donde la salinidad es mayor, existen numerosas especies con distintos requerimientos ecológicos. En estas zonas dominan los almajos, vegetación leñosa y crasa de la familia de las *Quenopodiáceas*. Las especies más frecuentes son *Aeluropus littoralis*, *Arthrocnemum macrostachyum*, *Halimione portulacoides*, *Inula crithmoides*, *Limoniastrum monopetalum*, *Limonium ferulaceum*, *Sarcocornia fruticosa*, *Sarcocornia perennis* y *Suaeda vera* (Rivas-Martínez *et al.* 1980, Cobo *et al.* 2002, García-Viñas *et al.* 2005, García-Murillo *et al.* 2007).

El régimen hidrológico de la marisma de Doñana ha sido profundamente alterado en los últimos cien años. Antaño, en condiciones naturales, en la marisma confluía el agua dulce superficial procedente del río Guadimar, arroyo de La Rocina, arroyo del Partido y otras cuencas menores como los arroyos Soto Grande, Soto Chico y Santa María. Además, el Guadalquivir, influenciado por el régimen mareal, los vientos y el agua procedente de la cuenca, también contribuía a inundar la marisma a través de pequeños cauces que acababan formando lucios y lagunas inestables (Del Moral-Ituarte 1991, Bernués 1990, González de Arteaga 1993, Rodríguez-Ramírez y Clemente-Salas 2002, Bayán-Jardín 2006, Serrano *et al.* 2006) (Fig. 4).

Esta marisma presentaba un ciclo anual característico de progresiva inundación a partir de octubre-noviembre con las primeras lluvias del año, hasta alcanzar el máximo en enero-febrero. Al mismo tiempo, a través de los caños naturales se daba un intercambio de agua entre la marisma y el río Guadalquivir. A partir de primavera comenzaba el vaciado de la marisma al no compensarse las pérdidas por evaporación con los aportes, llegando a desecarse bien entrado el verano (Vannéy 1970, Bernués 1990).



Figura 4. Red hidrográfica de las marismas del Guadalquivir antes de la intervención humana. Modificado de Bayán-Jardín (2006).

A partir de la segunda mitad del Siglo XX, este funcionamiento se alteró por la rectificación del cauce principal de río Guadalquivir y la proliferación de cultivos con sus correspondientes obras de infraestructura hidráulica en el entorno. En la actualidad la mayor parte del territorio conocido como marismas del Guadalquivir, se encuentra modificado mostrando una malla geométrica de diques y canalizaciones adaptadas a las distintas explotaciones agrícolas de la zona (Clemente *et al.* 2004).

La marisma del Espacio Natural Doñana (marisma de Doñana), es el único resto natural de la primitiva marisma del Guadalquivir, aunque también posee grandes alteraciones sobre todo en su estructura hidrológica. En los años 40 sus principales aportes fluviales (arroyo de la Cigüeña, río Guadimar y arroyo de Majaberraque) fueron canalizados para dirigir sus aguas hasta *Entremuros*, en el tramo final del *Brazo de la Torre*, llegando a la marisma únicamente un tercio de los aportes originales (Bayán-Jardín y Dolz-Ripollés 1995, Saura 1999, Serrano *et al.* 2006, Clemente *et al.* 2004). Con posterioridad a estas obras, ya en los años 60, se construyó un dique transversal dirección Este-Oeste conocido como el *Muro de la*

FAO, que dejó fuera del régimen de inundación natural gran parte de la zona Norte de la marisma (Bayán-Jardín 2006). De esta manera, la dinámica hidrológica de la cuenca ha cambiado, siendo los aportes de agua que se producen más concentrados en el tiempo y perdiendo gran parte de su volumen. Así, la lámina de agua se evapora rápidamente durante la primavera y queda totalmente seca en verano, incrementándose progresivamente la concentración de sales en el suelo de la marisma (Clemente *et al.* 2004) (Fig. 5).

A comienzos de los años 80, con la intención de paliar los efectos de la reducción de los aportes de agua en la marisma, se erigió la *Montaña del Río* (Fig. 5). Esta construcción es una modificación del levé o relieve perimetral que rodea el cauce principal del río Guadalquivir mediante la elevación de su cota para contener el drenaje natural de la marisma hacia el Guadalquivir, y así contener el agua dulce en la marisma por más tiempo (Rodríguez-Ramírez y Clemente-Salas 2002, García-Novo *et al.* 2007). Tras el accidente de las minas de Aznalcóllar en 1998, este muro se amplió hacia el Norte para prevenir la posible contaminación por el vertido tóxico conectándolo con el tramo final de *Entremuros*, culminando así con el estado de aislamiento actual de la marisma (Saura *et al.* 2001). En condiciones naturales, este levé estaba atravesado por los cauces de los caños que permitían el vaciado de la marisma y el intercambio de agua con el bajo Guadalquivir, no obstante, para permitir una gestión del caudal de agua dentro de la marisma se construyeron una serie de compuertas en estas entradas-salidas naturales (Urdiales *et al.* 2010) (Fig. 6).

El incremento de la cota de la *Montaña del Río* provoca que en los años de lluvias excepcionales (como sucedió en el periodo 2009-2010) la marisma no pueda desaguar a través del muro y ésta queda totalmente inundada. Las zonas que deberían quedar emergidas debido a la microtopografía del terreno marismeño (paciles y vetas) también quedan bajo el nivel del agua, lo que provoca una serie de consecuencias negativas tales como el perjuicio de la vegetación halófila, mortandades de mamíferos y reducción de la disponibilidad de sitios de anidada para las aves (Urdiales *et al.* 2010).

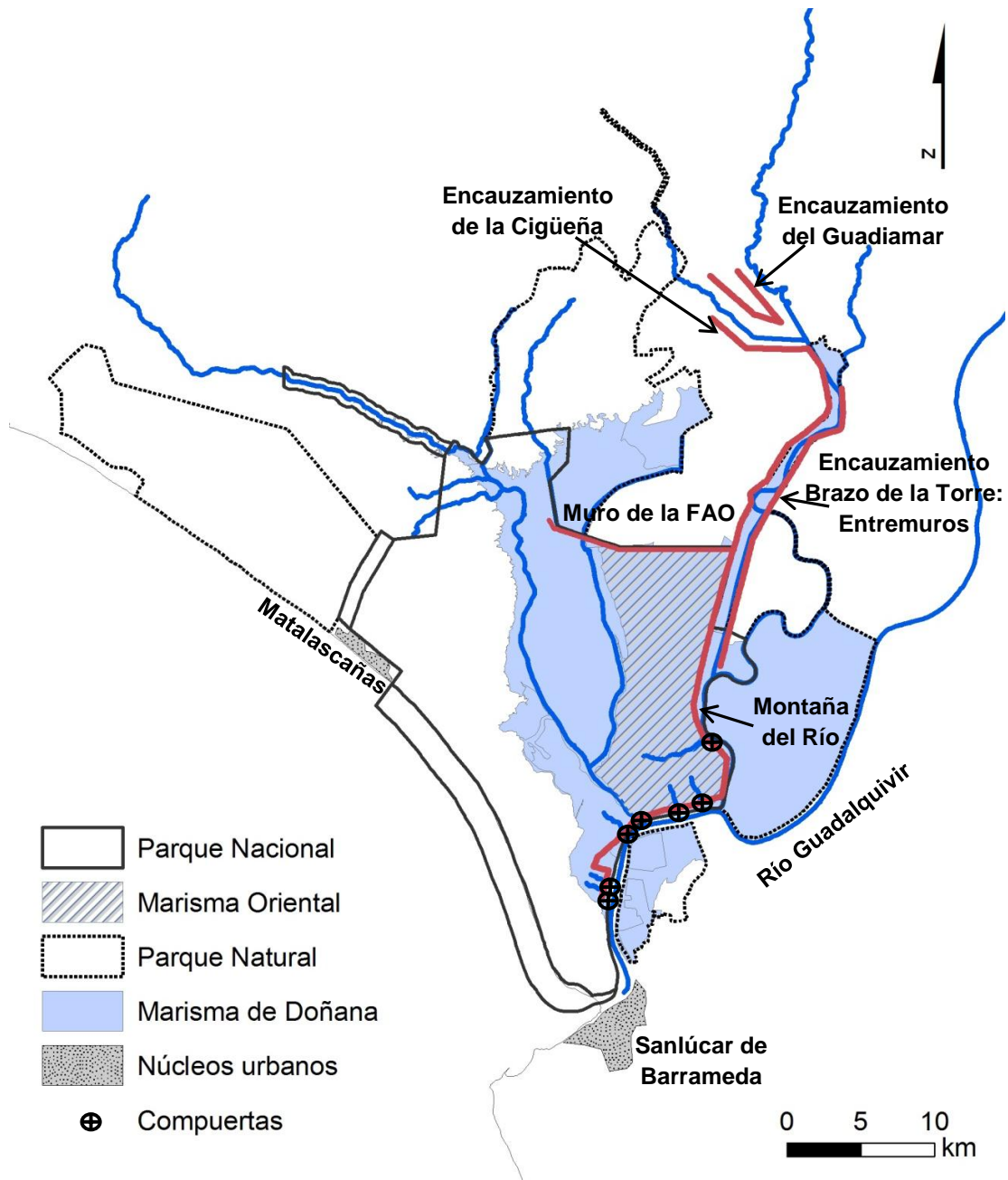


Figura 5. Mapa del Espacio Natural de Doñana donde se muestran las modificaciones antrópicas destacables en el contexto de la presente tesis doctoral.

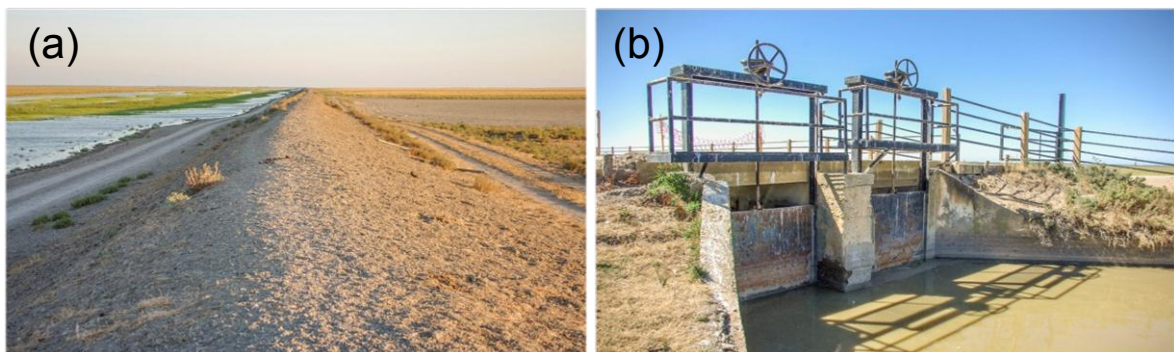


Figura 6. Imágenes de Entremuros (a) y compuertas en los caños intermareales (b).

Además, otra de las consecuencias de la modificación de la *Montaña del Río* y la instalación de compuertas en los caños intermareales ha sido el aislamiento de la marisma frente al río. Así, el agua de procedente de la marea durante momentos de botamento o marea viva no puede penetrar en la marisma, y los escasos centímetros por los que discurre el agua entre las compuertas situadas en los caños mareales no son suficientes para el intercambio de la fauna entre ambos sistemas. Por lo tanto, la zona estuárica del río Guadalquivir, una de las zonas de mayor importancia para la conservación de la biodiversidad en el suroeste de la Península Ibérica (Drake *et al.* 2002, Fernández-Delgado *et al.* 2000), queda limitada al tramo bajo del cauce principal del río mientras que la marisma de Doñana queda aislada de la dinámica estuárica (Bayán-Jardín 2006, Rodríguez-Ramírez *et al.* 2008).

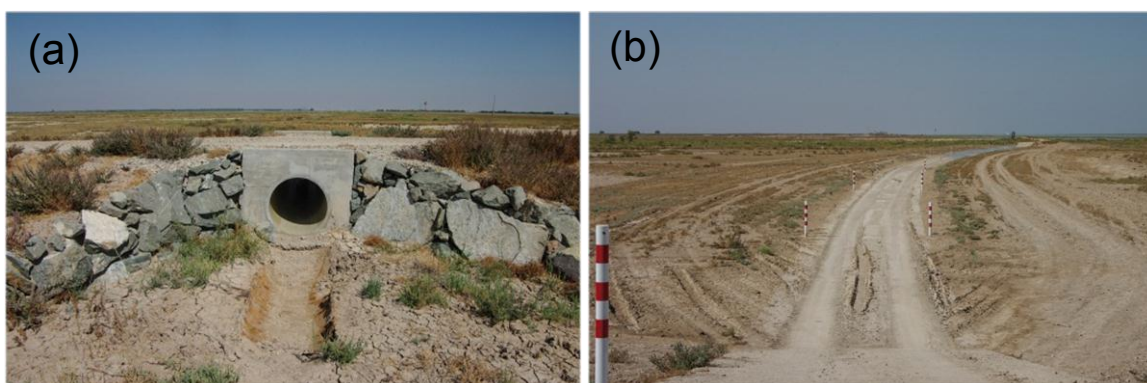


Figura 7. Obras de permeabilización llevadas a cabo en la *Montaña del Río* durante el verano de 2012: grandes tuberías que la atraviesan (a) y vados (b).

Adicionalmente el humedal de Doñana sufre otras afecciones típicas de los humedales de la Península Ibérica, como la deforestación, reforestación, contaminación de las aguas y de los suelos, transformación agraria y extracción de aguas subterráneas para riego y abastecimiento humano (Manzano 1999, Manzano *et al.* 2009, WWF 2009). Esta última conforma la amenaza más destacable del agua subterránea de la comarca de Doñana, ya que provoca que la capa freática se aleje del alcance de las raíces de las plantas y la frecuencia de inundación de las cubetas disminuya (Suso y Llamas 1993, Serrano y Serrano 1996, Manzano 1999, Custodio *et al.* 2008). Cabe destacar que durante los veranos de 2012 y 2013, con posterioridad a la recogida de los datos biológicos para la realización de este trabajo, se comenzaron a realizar obras de permeabilización sobre la *Montaña del Río* contempladas en el Plan de Restauración Hidrológica Doñana 2005 (Saura

et al. 2001). Estas obras consisten en la construcción de vados donde se rebaja la cota del dique de la *Montaña del Río* e instalación de grandes tuberías que la atraviesan transversalmente, con el objetivo de permitir el desagüe de la marisma e intercambio de agua con el estuario (Fig. 7). En la actualidad se continúan haciendo obras de restauración relacionadas con la permeabilización de la marisma que se prevee que finalicen en 2015. Estas actuaciones de rehabilitación ambiental vendrían a paliar los efectos de aislamiento estudiados en varios capítulos de esta tesis doctoral, no obstante, sería necesario realizar estudios de seguimiento para determinar la efectividad de las mismas.

CAPÍTULO 1

LA ICTIOFAUNA DEL ESPACIO NATURAL DOÑANA: INVENTARIO Y VARIACIÓN HISTÓRICA

INTRODUCCIÓN

El Espacio Natural Doñana cuenta con una extraordinaria diversidad de fauna y flora gracias a su elevada heterogeneidad ambiental y su estratégica localización geográfica (García-Novo y Marín-Cabrera 2006). Junto con el bajo Guadalquivir, sus sistemas acuáticos están considerados como uno de los puntos calientes de biodiversidad a nivel peninsular y europeo (Fernández-Delgado *et al.* 2000, Drake *et al.* 2002, Fernández-Delgado 2006). La gran heterogeneidad de cuerpos de agua que se refleja en la presencia de sistemas permanentes y temporales, naturales y artificiales, con influencia mareal y sin ella, de aguas dulces, salinas e hipersalinas, conectados con otros cuerpos de agua y aisladas, así como de aguas claras y turbias (Fernández-Delgado 2006) proporciona al espacio una riqueza de especies elevada en todos los grupos faunísticos relacionados con los ecosistemas acuáticos (Keller *et al.* 1995, Toja y Serrano 2006, Díaz-Paniagua *et al.* 2005, Fahd *et al.* 2009, Ministerio de Medio Ambiente 2009).

Sin embargo, el Espacio Natural Doñana y los sistemas asociados cuentan con una realidad socioeconómica en muchos casos incompatible con una protección efectiva de su riqueza acuática (Fernández-Delgado 2005, Valverde 2006, Zorrilla-Miras *et al.* 2014). En la actualidad se conserva aproximadamente un 20% del espacio que antes cubrían las marismas del Guadalquivir, donde se engloba la marisma de Doñana. A pesar de soportar una gran presión humana desde hace más de 5000 años (Rivera 2002), fue a partir de la segunda mitad del siglo XX cuando se aceleró su degradación debido fundamentalmente a la alteración causada por la rectificación del cauce principal de río Guadalquivir y la proliferación de cultivos de regadío con infraestructuras hidráulicas asociadas (ver apartado Área de Estudio). De hecho, gran parte de la red de cauces que antaño contribuían a la

inundación de la marisma se encuentra modificada mostrando una malla geométrica de diques y canalizaciones adaptadas a las distintas explotaciones agrícolas (Bayán-Jardín y Dolz-Ripollés 1995, Saura 1999, Serrano y Serrano 1996). En consecuencia, la zona de marisma ha sufrido impactos significativos que se traducen en una reducción histórica de los aportes de agua y en la calidad de ésta (Bayán-Jardín 2006).

A pesar de que existe una gran cantidad de documentación relacionada con los peces de Doñana y el entorno del bajo Guadalquivir (Hernando 1978, Fernández-Delgado 1987, Fernández-Delgado *et al.* 1994, Fernández-Delgado *et al.* 2000, Drake *et al.* 2002, entre otros), se considera que éste es uno de los grupos de vertebrados menos estudiados en el contexto de dicho espacio hasta finales del siglo XX (Prieto *et al.* 1998). En los últimos 15 años, el interés por la ictiología, sobretudo en la zona de marisma, ha sido creciente, viéndose incrementado el número de proyectos de investigación desarrollados en relación con los peces y el seguimiento de los mismos por parte de la Estación Biológica de Doñana (www.rbd.ebd.csic.es). La información obtenida de forma más o menos constante a lo largo de estos últimos años nos brinda la oportunidad de presentar un inventario actualizado de la ictiofauna de Doñana, así como caracterizar los cambios que han acontecido en la comunidad de peces a lo largo de la historia reciente de este espacio.

La finalidad principal del trabajo presentado en este capítulo ha sido reunir la información referente a los peces del Espacio Natural Doñana y así profundizar en el conocimiento de este componente faunístico, especialmente en la zona de la marisma como área de estudio objeto de la presente tesis doctoral. Bajo la suposición de cambios en la riqueza de especies y su distribución, se ha determinado la composición actual y pretérita de peces y se ha realizado una aproximación a la tendencia poblacional de la comunidad en función de los cambios temporales, además de analizarse el estatus de conservación establecido para sus especies. Para ello se ha utilizado como base la información obtenida de trabajos científicos y de los distintos proyectos de investigación llevados a cabo en la zona desde el año 1975.

EL ESPACIO NATURAL Y LA MARISMA DE DOÑANA

El Espacio Natural Doñana se encuentra localizado en el Suroeste de la Península Ibérica. Dentro del mismo se puede distinguir entre dos tipos principales de ecosistemas según su origen morfológico: la zona de marisma y el sistema eólico. En éste último se incluyen las unidades geomorfológicas de arenas estabilizadas, arenas móviles y la zona de contacto entre el sistema eólico y la marisma conocido como la vera (Siljeström *et al.* 1989, Clemente *et al.* 1993, Clemente *et al.* 1997). Dentro de sus 108429 ha, este espacio alberga gran variabilidad de tipologías de cuerpos de agua.

Dentro de la zona de arenas estabilizadas, aparecen unos cuerpos de agua permanentes denominados *zacallones*, que son excavaciones artificiales donde mana el agua de la capa freática y que son utilizadas como abrevaderos para el ganado. En años lluviosos algunos de ellos entran en contacto con la zona de marisma, por lo tanto son ambientes susceptibles de albergar poblaciones de peces. Otros humedales de carácter artificial y permanente, como la laguna del Acebuche, también pueden albergar poblaciones ícticas, así como otros complejos lagunares de carácter temporal o permanente, como la laguna del Sopotón, la laguna del Hondón, laguna de Santa Olalla y la Dulce (Sousa y García-Murillo 2005, Gómez-Rodríguez *et al.* 2011). Otro tipo de ambientes de marcado carácter estacional e intermitente son los arroyos que van a desembocar en la marisma y que también trascurren por territorios externos al Espacio Natural, tales como los arroyos de Sotogrande, Sotochico y el arroyo de la Rocina (Fernández-Delgado 2005).

La marisma del Espacio Natural Doñana (marisma de Doñana), ocupa una superficie aproximada de 34000 ha y es el remanente natural de las marismas de la margen derecha de la desembocadura del Guadalquivir. Su ciclo hidrológico es estacional y depende de las precipitaciones anuales (Vannéy 1970). El agua dentro de la marisma se acumula en grandes depresiones llamadas *lucios* que, de manera natural, vertían sus aguas sobrantes hacia el curso principal del río Guadalquivir a través de los *caños intermareales* o *gavetas* (Rodríguez-Ramírez y Clemente-Salas 2002, Urdiales *et al.* 2010). No obstante, en la actualidad estos caños se encuentran bloqueados con compuertas que sirven para controlar los volúmenes de agua dentro de la marisma (Bayán-Jardín 2006), siendo muy escaso el intercambio de agua y fauna a través de los mismos. La salinidad de la marisma es baja, sin

embargo estas zonas de caños intermareales conservan cierta influencia de agua salobre empujada por las mareas en los momentos de pleamar, por lo que existe cierto gradiente de salinidad dentro de la zona de marisma con los valores más elevados hacia la zona de estos caños intermareales (García-Novo y Marín-Cabrera 2006).

ANTECEDENTES Y FUENTES DE INFORMACIÓN

La documentación que existe con información referente a los peces de Doñana y su entorno está presente en trabajos históricos de referencia como son los de Madoz (1848), Machado y Núñez (1857) o Lozano-Rey (1935). Posteriormente, se realizaron los trabajos de Dewitt (1975) y las tesis doctorales de Hernando (1978) y Fernández-Delgado (1987) focalizadas en el conjunto de las marismas del Guadalquivir, además de los trabajos de Drake *et al.* (2002) y García-González (2005) centrados en la dinámica de las comunidades presentes en el estuario.

Los estudios toxicológicos relacionados con la fauna piscícola del bajo Guadalquivir también han sido frecuentes (Cordón *et al.* 1987, González *et al.* 1984, Rincón 1986, Rincón *et al.* 1986), así como los derivados del desastre de las minas de Aznalcóllar (Drake *et al.* 1999, De Miguel 2013, De Miguel *et al.* 2013). También existen diversos trabajos descriptivos del estado de conservación y problemática que soporta la comunidad de peces de Doñana (Fernández-Delgado 1996, 2005 y 2006, Fernández-Delgado *et al.* 2000, Fernández-Delgado y Elvira 2004, entre otros).

Varias especies han recibido mayor atención siendo objeto de diversos estudios. Así por ejemplo, la biología y ecología de *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758) es uno de los tópicos en numerosos trabajos realizados en el contexto de Doñana. Los primeros estudios sobre esta especie realizados por Gandolfi (1924), Labar *et al.* (1987) y Fernández-Delgado *et al.* (1989) describen aspectos sobre su biología en zonas de la marisma del Guadalquivir y, de manera más reciente, la biología de la angula ha sido el objetivo de varios estudios desarrollados en la zona del estuario (Arribas 2009, Arribas *et al.* 2012). Otra especie que despertó especial interés fue el esturión *Acipenser sturio* Linnaeus, 1758 (Classen 1936, Classen 1944, Classen 1947, Gutiérrez-Rodríguez 1962, Elvira *et al.* 1991a, Elvira *et al.* 1991b) y aspectos relativos a su estado de conservación (Elvira 1990, Elvira y Almodóvar 1993, Elvira 1996, Domezain 1997, Domezain 1999, Domezain *et al.*

1996, Fernández-Delgado 1999, Fernández-Pasquier 1998) o a las controversias sobre su estatus taxonómico en el río Guadalquivir (Garrido-Ramos *et al.* 1997, Ruiz *et al.* 1998, Rincón 2000).

También han sido publicados varios estudios sobre la genética y taxonomía de algunas especies del entorno de Doñana (Gómez-Caruana *et al.* 1984, Fernández-Delgado *et al.* 1986, Delgado y Moreno-Millán 1988, Delgado *et al.* 1991). Esta información junto con la publicación de algunas notas cortas sobre la presencia y distribución de algunos peces (Hernando 1975a, Hernando 1975b, Hernando y Pareja 1974a, Hernando y Pareja 1974b) y estudios de la biología de algunas especies en las marismas (Fernández-Delgado *et al.* 1988a, Fernández-Delgado *et al.* 1988b, Fernández-Delgado 1989a, Fernández-Delgado 1989b, Fernández-Delgado 1990, García-Berthou *et al.* 1999) conforman el grueso de la información relacionada con la ictiofauna publicada en el entorno de Doñana.

Además de este listado de trabajos, existe gran cantidad de información no publicada procedente de proyectos de investigación realizados en su mayoría por parte del grupo de investigación *Aphanius* de la Universidad de Córdoba (Tabla 1), así como tampoco han sido publicados los datos referentes a peces del *Programa de seguimiento de procesos y recursos naturales* que se está llevando a cabo desde el año 2002 por parte de la Estación Biológica de Doñana (www-rbd.ebd.csic.es).

La información utilizada en este capítulo ha sido obtenida básicamente de citas bibliográficas dentro del Espacio Natural Doñana desde el año 1975, de prospecciones de campo incluidas en los diferentes proyectos de investigación llevados a cabo en la zona por el grupo *Aphanius* y de la base de datos suministrada por la Estación Biológica de Doñana (www-rbd.ebd.csic.es) (Tabla 1).

Las prospecciones de campo de los distintos proyectos de investigación reflejados en la Tabla 1 se realizaron en todas las estaciones del año, en función de los objetivos de cada proyecto. No obstante, el número de muestreos es mayor en los meses de precipitaciones escasas. En términos generales, los muestreos fueron realizados con una alta variedad de metodologías de pesca, tanto activas como pasivas (Fig. 1), seleccionadas en función de su eficacia de captura según la tipología del cuerpo de agua. En conjunto se realizaron suficientes prospecciones en las diferentes tipologías de hábitats presentes en el área de estudio.

Tabla 1. Fuentes documentales utilizadas para el establecimiento del inventario actualizado de especies y el análisis de la variación histórica de la comunidad de peces de Doñana.

Periodo de muestreo	Fuente	Autor-Coordenador
1975-1976	Tesis “Estructura de la comunidad de peces de la marisma del Guadalquivir”	JA Hernando
1991-1992	Proyecto “Inventario de las especies de peces del Parque Nacional de Doñana. Biología, ecología y estado de conservación”	C Fernández-Delgado
1996	Datos inéditos del Grupo de Investigación <i>Aphanius</i>	C Fernández-Delgado
1998-2006	Proyecto “Seguimiento del efecto del vertido tóxico de las minas de Aznalcóllar sobre la comunidad de peces del río Guadiamar”	C Fernández-Delgado
2002-2013	“Programa de seguimiento de recursos y procesos naturales en el Espacio Natural”	EBD-CSIC
2003-2005	Proyecto “Comunidades de macroinvertebrados estuáricos y peces afectadas por el proyecto Doñana 2005”	C Fernández-Delgado
2006-2009	Proyecto “Estado y problemática de conservación de los peces continentales autóctonos de la cuenca del Guadalquivir e inventariación de los tramos fluviales más importantes para su protección”	C Fernández-Delgado
2009-2011	Proyecto “ Los peces como organismos indicadores de la eliminación y permeabilización de la Montaña del Río”	C Fernández-Delgado

El análisis de las tendencias poblacionales se realizó en base a periodos de tiempo acotados de manera que se obtuviese un número de muestreos equilibrado en cada periodo (periodos 1975-2001, 2002-2007 y 2008-2013). En conjunto, se han interpretado datos procedentes de muestreos realizados en 336 localidades (185 cuadrículas UTM 1x1 km) repartidos dentro del área de estudio desde el año 1975 hasta 2013. No obstante, para una interpretación más sencilla de los resultados, se entiende como situación histórica o pretérita la obtenida de los datos correspondientes al primer periodo, mientras que se ha valorado la información obtenida de datos posteriores a 2002 como situación actual. En el caso de la interpretación de la presencia sobre taxones con dificultades en su identificación y frecuentes errores en la determinación, en este estudio de las tendencias se optó por realizar aproximaciones no específicas.



Figura 1. Momentos del calado de las nasas y *minnow-traps* (a y b), pesca mediante salabre (c) y pesca eléctrica (d).

INVENTARIO DE PECES: PRESENCIAS HISTÓRICAS Y ACTUALES

Desde los primeros datos registrados hasta la actualidad se han citado un total de 34 especies (25 autóctonas y 9 exóticas) pertenecientes a 18 familias (Tabla 2). Las familias con mayor número de especies citadas en el contexto del Espacio Natural fueron *Cyprinidae* (n = 8), *Mugilidae* (n = 5) y *Gobiidae* (n = 3). Dentro de este recuento, se incluyen especies típicamente dulceacuícolas, estuáricas y marinas migrantes, mientras que no han sido tenidas en cuenta aquellas especies que utilizan la marisma de manera eventual (marinas ocasionales *sensu* Franco *et al.* 2008).

El inventario actualizado, considerando las especies detectadas en el área de estudio desde el año 2002, refleja la presencia actual de 28 especies y 14 familias. De éstas, 19 son autóctonas mientras que 9 son exóticas. La familia *Cyprinidae* es la que mayor diferencia ha mostrado en su situación actual respecto a la situación pretérita. Así, dos de las especies de esta familia, *Iberochondrostoma lemmingii* (Steindachner, 1866) y *Squalius pyrenaicus* (Günther, 1868) no han sido detectadas en los últimos años. Por otro lado, las familias *Engraulidae*, *Gasterosteidae*,

Bleniidae y *Syngnathidae* tampoco muestran presencia actual en la zona al no detectarse en prospecciones recientes la única especie representante de estas familias: *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758), *Gasterosteus gymnotus* Cuvier, 1829, *Salaria pavo* (Risso, 1810) y *Syngnathus abaster* Risso, 1827, respectivamente.

CAMBIOS HISTÓRICOS EN LA COMPOSICIÓN DE PECES

La variación en el número de especies de peces nativas a lo largo del tiempo muestra un ligero incremento en las presencias constatadas desde 1975 hasta 2009 (Fig. 2). Es muy probable que este incremento sea consecuencia del creciente esfuerzo de muestreo realizado gracias a los diversos proyectos de investigación realizados en la zona y a la implementación del plan de seguimiento de la Estación Biológica de Doñana. A pesar de que, como se ha comentado anteriormente, hay 19 especies nativas con presencia actual en el Espacio Natural Doñana, éstas no se detectan de manera constante a lo largo del tiempo y en el último periodo 2010-13 únicamente se han detectado 14. Por otro lado, las especies exóticas tienden a detectarse fácilmente, y su número ha ido creciendo a lo largo del tiempo, siendo este incremento más conspicuo durante la década actual.

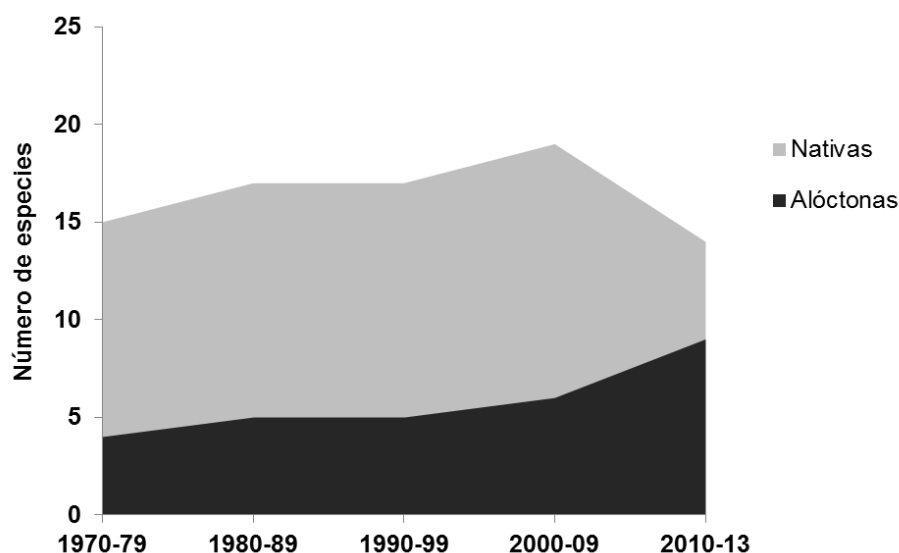


Figura 2. Variación histórica en el número de especies nativas y exóticas en el Espacio Natural de Doñana a lo largo del tiempo.

Tabla 2. Composición histórica de peces (datos desde 1975) e inventario actualizado (datos desde 2002) en el Espacio Natural de Doñana.

Familia	Nombre científico	Nombre común	Estatus	Presencia actual
<i>Anguillidae</i>	<i>Anguilla anguilla</i> (Linnaeus, 1758)	Anguila	Nativa	SI
<i>Atherinidae</i>	<i>Atherina boyeri</i> Risso, 1810	Pejerrey	Nativa	SI
<i>Engraulidae</i>	<i>Engraulis encrasicolus</i> (Linnaeus, 1758)	Boquerón	Nativa	NO
<i>Cobitidae</i>	<i>Cobitis paludica</i> (de Buen, 1930)	Colmilleja	Nativa	SI
<i>Cyprinidae</i>	<i>Alburnus alburnus</i> (Linnaeus, 1758)	Alburno	Exótica	SI
	<i>Carassius auratus</i> (Bloch, 1782)	Carpín	Exótica	SI
	<i>Carassius gibelio</i> (Bloch, 1782)	Carpín	Exótica	SI
	<i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus, 1758	Carpa	Exótica	SI
	<i>Iberochondrostoma lemmingii</i> (Steindachner, 1866)	Pardilla	Nativa	NO
	<i>Luciobarbus sclateri</i> (Günther, 1868)	Barbo	Nativa	SI
	<i>Squalius alburnoides</i> (Steindachner, 1866)	Calandino	Nativa	SI
	<i>Squalius pyrenaicus</i> (Günther, 1868)	Cacho	Nativa	NO
<i>Cyprinodontidae</i>	<i>Aphanius baeticus</i> Doadrio, Carmona & Fernández-Delgado, 2002	Salinete	Nativa	SI
<i>Fundulidae</i>	<i>Fundulus heteroclitus</i> (Linnaeus, 1766)	Fúndulo	Exótica	SI
<i>Poeciliidae</i>	<i>Gambusia holbrooki</i> Girard, 1859	Gambusia	Exótica	SI
<i>Gasterosteidae</i>	<i>Gasterosteus gymnotus</i> Cuvier, 1829	Espinosillo	Nativa	NO
<i>Bleiniidae</i>	<i>Salapia pavo</i> (Risso, 1810)	Cabruza	Nativa	NO
<i>Centrarchidae</i>	<i>Lepomis gibbosus</i> (Linnaeus, 1758)	Perca sol	Exótica	SI
	<i>Micropterus salmoides</i> (Lacepède, 1802)	Black-bass	Exótica	SI
<i>Moronidae</i>	<i>Dicentrarchus labrax</i> (Linnaeus, 1758)	Róbalo	Nativa	SI
	<i>Dicentrarchus punctatus</i> (Bloch, 1792)	Baila	Nativa	SI
<i>Sparidae</i>	<i>Diplodus bellottii</i> (Steindachner, 1882)	Mojarra	Nativa	SI
<i>Mugilidae</i>	<i>Chelon labrosus</i> (Risso, 1827)	Liseta	Nativa	SI
	<i>Liza aurata</i> (Risso, 1810)	Busel	Nativa	SI
	<i>Liza ramada</i> (Risso, 1827)	Albur	Nativa	SI
	<i>Liza saliens</i> (Risso, 1810)	Zorreja	Nativa	SI
	<i>Mugil cephalus</i> Linnaeus, 1758	Capitán	Nativa	SI

Tabla 2 (continuación). Composición histórica de peces (datos desde 1975) e inventario actualizado (datos desde 2002) en el Espacio Natural de Doñana.

Familia	Nombre científico	Nombre común	Estatus	Presencia actual
<i>Gobiidae</i>	<i>Pomatoschistus microps</i> (Krøyer, 1838)	Torito	Nativa	SI
	<i>Pomatoschistus minutus</i> (Pallas, 1770)	Torito	Nativa	SI
	<i>Gobius niger</i> Linnaeus, 1758	Baboso	Nativa	SI
<i>Soleidae</i>	<i>Solea senegalensis</i> Kaup, 1858	Lenguadilla	Nativa	SI
	<i>Solea vulgaris</i> Quensel, 1806	Lenguado macho	Nativa	SI
<i>Ictaluridae</i>	<i>Ameiurus melas</i> (Rafinesque, 1820)	Pez gato negro	Exótica	SI
<i>Syngnathidae</i>	<i>Syngnathus abaster</i> Risso, 1827	Aguja	Nativa	NO

Entre las especies nativas, cabe resaltar la importancia que a nivel internacional tiene este espacio para la conservación de *A. anguilla*. Debido a la localización geográfica del bajo Guadalquivir y su cercanía con la zona de reproducción de la especie, son varios los autores que destacan su importancia como área crítica para su recuperación (Arribas 2009, Kettle *et al.* 2011). Esta especie cuenta con una presencia constante a lo largo del tiempo en Doñana y su entorno (Tabla 3), además las abundancias detectadas en estudios sobre series temporales largas son muy significativas (Arribas *et al.* 2012). Otra especie de interés conservacionista con presencia constante en el Espacio Natural es *Aphanius baeticus* Doadrio, Carmona & Fernández-Delgado, 2002 (Tabla 3). No obstante, esta especie muestra una presencia testimonial ya que el número de localidades es escaso y, además, sus abundancias son bajas. Se considera que sus poblaciones dentro de este espacio se encuentran al borde de la extinción debido sobre todo a la competencia con especies exóticas (Fernández-Delgado *et al.* 1998, Fernández-Delgado *et al.* 2000).

La especie *G. gymnurus*, presente entre las décadas de 1970 y 1990 en el arroyo de la Rocina, no ha vuelto a ser detectada en prospecciones posteriores, lo que hace sospechar sobre la extinción de sus poblaciones (Tabla 3). De hecho, algunos autores ya dan por extinta a la especie en trabajos publicados hace más de diez años (Fernández-Delgado y Elvira 2004). De forma similar, otras dos especies de ciprínidos nativos (*I. lemmingii* y *S. pyrenaicus*), que también fueron detectadas momentos anteriores a la situación actual en el arroyo de la Rocina y tributarios, o en la propia marisma del Rocío, no han vuelto a ser capturadas en los límites del Espacio Natural desde el año 2002 pese al mayor esfuerzo de muestreo realizado en zonas de arroyo y sistemas lagunares (Tabla 3). Es probable que la especie *Squalius alburnoides* (Steindachner, 1866) estuviese también presente entre las décadas de 1970, 1980 y 1990 en la zona, y que no se localizase debido a la falta de prospección en hábitat adecuados, y cabe destacar que su presencia en la década del 2000 se limita a una sola cita por parte de la red de seguimiento de la Estación Biológica de Doñana por lo que la abundancia de la especie se considera muy escasa en la zona. La reducción y contaminación de los tramos fluviales permanentes, así como el incremento de la competencia con especies exóticas deben estar entre las causas principales del declive de estas especies (Hermoso y Clavero 2011, Fernández-Delgado *et al.* 2014). *Luciobarbus sclateri* (Günther, 1868) es la única especie de ciprínido nativo que muestra una presencia constante con abundancias significativas a lo largo del tiempo (Tabla 3), aunque las

poblaciones de esta especie podrían estar viéndose amenazadas también por los mismos factores que las tres especies anteriores. Estos ciprínidos habitan principalmente los arroyos que desembocan en la marisma. Dichos cauces no muestran una conexión directa con el cauce principal del río Guadalquivir, aspecto que dificulta la colonización de nuevos individuos que refuercen sus poblaciones. Algo similar también ocurre con el cobítido *Cobitis paludica* (de Buen, 1930) que habita estrictamente zonas de agua dulce (arroyos y lagunas). Esta especie ha visto desaparecer algunas de sus poblaciones dentro de Doñana, tales como las de los lucios del Martinazo y del Bolín (Fernández-Delgado *et al.* 1994). En la actualidad, la especie sigue presente en el área de estudio (Tabla 3) aunque su densidad se considera muy escasa.

Algunas especies estuáricas y marinas migrantes, por ejemplo *S. pavo*, *Gobius niger* Linnaeus, 1758, *E. encrasicholus* y *Diplodus bellottii* (Steindachner, 1882), no han mostrado una presencia permanente dentro del espacio protegido, siendo detectadas de manera eventual en zonas internas de la marisma (Tabla 3). Se puede considerar que estas especies son esporádicas y no conforman poblaciones estables dentro de la propia marisma debido a la inexistencia de hábitats adecuados para su establecimiento. Sin embargo, otras especies estuáricas como *Atherina boyeri* Risso, 1810, *Pomatoschistus microps* (Krøyer, 1838) y *Pomatoschistus minutus* (Pallas, 1770) han mostrado presencia permanente en el interior de la marisma y ocupan áreas de la misma de forma constante (Fernández-Delgado *et al.* 2000).

Las especies de las familias *Moronidae* y *Soleidae*, todas ellas de carácter marino migrante, han sido frecuentemente detectadas en la zona de marisma que presentan mayor salinidad (zonas de caños intermareales, salinas de San Carlos, Entremuros, etc.). Aunque su ausencia en un periodo concreto no incita a pensar en problemas de conservación, las densidades de éstas se consideran más bajas de lo que cabría esperar para una zona de marisma (Fernández-Delgado *et al.* 2000). Los mugílidos, considerados también como marinos migrantes, han estado presentes en prácticamente todos los periodos estudiados mostrando abundancias elevadas también en la zona de marisma salobre. Pese a no presentar problemas de conservación acuciantes, la presencia de obstáculos en las vías de conexión de la marisma con el estuario del Guadalquivir podría suponer un inconveniente en la movilidad de la mayoría de estas especies y, en consecuencia, en el estatus de sus poblaciones dentro del espacio protegido (Capítulos 3 y 5).

Tabla 3. Variación en la presencia histórica de las especies de peces nativas y exóticas en el Espacio Natural Doñana.

		1970-79	1980-89	1990-99	2000-09	2010-13
Nativas	<i>Anguilla anguilla</i>					
	<i>Atherina boyeri</i>					
	<i>Engraulis encrasicolus</i>					
	<i>Cobitis paludica</i>					
	<i>Iberochondrostoma lemmingii</i>					
	<i>Luciobarbus sclateri</i>					
	<i>Squalius alburnoides</i>					
	<i>Squalius pyrenaicus</i>					
	<i>Aphanius baeticus</i>					
	<i>Gasterosteus gymnurus</i>					
	<i>Salaria pavo</i>					
	<i>Dicentrarchus labrax</i>					
	<i>Dicentrarchus punctatus</i>					
	<i>Diplodus bellottii</i>					
	<i>Chelon labrosus</i>					
	<i>Liza aurata</i>					
	<i>Liza ramada</i>					
	<i>Liza saliens</i>					
	<i>Mugil cephalus</i>					
	<i>Pomatoschistus microps</i>					
	<i>Pomatoschistus minutus</i>					
	<i>Gobius niger</i>					
	<i>Solea senegalensis</i>					
	<i>Solea vulgaris</i>					
	<i>Syngnathus abaster</i>					
Exóticas	<i>Alburnus alburnus</i>					
	<i>Ameiurus melas</i>					
	<i>Cyprinus carpio</i>					
	<i>Carassius auratus</i>					
	<i>Carassius gibelio</i>					
	<i>Fundulus heteroclitus</i>					
	<i>Gambusia holbrooki</i>					
	<i>Lepomis gibbosus</i>					
	<i>Micropterus salmoides</i>					

Muchas de las especies estuáricas y marinas migrantes pueden haber visto mermadas sus densidades de forma significativa en el bajo Guadalquivir durante las últimas décadas (Drake *et al.* 2002, Sobrino *et al.* 2005, Fernández-Delgado *et al.* 2007). La excesiva utilización de redes mosquiteras para la pesca de la anguila y del camarón ha sido un factor importante de impacto sobre estas especies, si bien, la presión pesquera en el estuario ha descendido desde la entrada en vigor de la moratoria de la pesca de la anguila en Andalucía (Decreto 396/2010 BOJA).

La especie *S. abaster* presente hasta la década de 1990 tampoco ha sido detectada en los últimos años (Tabla 3). Pescadores del estuario del Guadalquivir han confirmado la reducción de la abundancia Syngnatidos en la zona (M. Ruiz Sánchez, com. pers.), lo que podría estar indicando un declive de las especies de la familia en la zona.

En los últimos años el número de especies exóticas se ha incrementado notablemente (Fig. 2). Concretamente, desde el año 2009 se han citado tres nuevas especies en la zona: *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758), *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) y *Ameiurus melas* (Rafinesque, 1820) (Tabla 3). De éstas, *A. alburnus* ha mostrado un par de presencias puntuales, la primera de ellas en el año 2010, y no se considera que mantenga poblaciones establecidas dentro del Espacio Natural. Por otro lado, la presencia de la especie *C. gibelio* ha sido constatada en la marisma recientemente (Ribeiro *et al.* datos no publicados). Es posible que esta especie se encuentre introducida en Doñana desde hace varios años y no haya sido detectada hasta la actualidad, cuando se han realizado estudios genéticos de los individuos, debido al parecido con su especie críptica *Carassius auratus* (Bloch, 1782) (Fig. 3a). Cabe destacar que durante las prospecciones de campo llevadas a cabo en los últimos años se ha detectado un incremento en su abundancia, lo que se podría identificar con los primeros estadios de invasión de la especie. Por otro lado, la especie *A. melas* fue detectada en la cuenca del Guadalquivir y en Doñana durante el año 2009, y desde entonces se ha incrementado tanto su área de distribución y como su abundancia en la zona (Fig. 3b) (García de Lomas *et al.* 2009).



Figura 3. Imágenes de *Carassius* sp. (a) y *Ameiurus melas* (b) capturados en el Espacio Natural de Doñana.

La especie introducida con mayor antigüedad en Doñana es *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758. Debido a su gran tolerancia ante factores ambientales como la salinidad y la falta de oxígeno en el agua, esta especie prolifera exitosamente en las zonas de aguas estancadas de la marisma (Fernández-Delgado *et al.* 2000). Aunque no se tienen datos del momento exacto de su introducción, esta especie originaria de Asia se encuentra en la zona probablemente desde el siglo XIX (Fernández-Delgado 1990, Fernández-Delgado y Elvira 2004). Junto con esta especie, es probable que colonizasen en el área individuos de *C. auratus*, que sin embargo no fueron detectados en las prospecciones de campo hasta el año 2005.

Otra de las especies exóticas más abundantes y ampliamente distribuidas en Doñana es *Fundulus heteroclitus* (Linnaeus, 1766), presente en la marisma desde los años 70 (Fernández-Delgado *et al.* 1986, Gutiérrez-Estrada *et al.* 1998). El mayor impacto ecológico que supone esta especie se deriva de su condición de competidora frente a diversas especies (Arias y Drake 1989, Fernández-Delgado 1989a, Gutiérrez-Estrada *et al.* 1998). Entre las especies más afectadas por esta competencia está *A. baeticus* (Rincón *et al.* 2002, Clavero *et al.* 2007), que también parece verse desplazada en gran medida por *Gambusia holbrooki* Girard, 1859. Esta última, que fue introducida en 1921 en España por las autoridades sanitarias para combatir el paludismo, ocupa en la actualidad casi todas las aguas lentas y templado-cálidas de la Península Ibérica (por debajo de los 1000 m de altitud) (Doadrio 2002), y se encuentra presente en Doñana de manera permanente desde 1970 (Tabla 3) (Fernández-Delgado 1989b).

Por otro lado, la especie *Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758) se encuentra presente en Doñana desde los años 90, y la otra especie de centrárquido, *Micropterus salmoides* (Lacepède, 1802), se introdujo en los años 70 (Hernando y Pareja 1974b) (Tabla 3).

Las especies exóticas son una de las principales causas del declive de la fauna acuática Mediterránea (Clavero y García-Berthou 2005, Clavero *et al.* 2010, Hermoso y Clavero 2011, Hermoso *et al.* 2011, entre otros), especialmente en las zonas embalsadas y en los tramos bajos de los cursos fluviales (Hermoso *et al.* 2011). Los principales efectos que las especies exóticas causan sobre los peces nativos en el contexto mediterráneo son hibridación e introgresión genética, transmisión de parásitos y enfermedades, competencia por los recursos tróficos y por el hábitat, depredación y alteraciones en el ecosistema como los efectos “top-

down” y efectos “bottom-up” (Leunda 2010, Ribeiro y Leunda 2012). Las especies exóticas que se han citado en párrafos anteriores poseen características propias de las especies invasoras que las convierten en eficientes competidoras (Helfman 2007).

En términos generales, las especies exóticas han incrementado sus frecuencias de ocupación en los últimos años dentro del Espacio Natural Doñana (Fig. 4), sobretodo en la zona de agua dulce, justamente donde el declive de las nativas ha sido más acentuado debido a la desaparición de varias de las especies de ciprínidos. La presión que soportan las especies nativas en el área de estudio a causa de su interacción con las especies exóticas junto con otros riesgos que amenazan a la fauna acuícola hace que la ictiofauna nativa de Doñana se encuentre en grave peligro (Fernández-Delgado 2005).

En la mayoría de grupos funcionales de peces presentes en la marisma se aprecia un incremento en el porcentaje de ocupación en el periodo entre 2002-2007, probablemente debido al aumento en el conocimiento de la ictiofauna en los últimos años (Fig. 4). En la zona de influencia mareal, las especies marinas migrantes, catádromas y estuáricas (*sensu* Franco *et al.* 2008) estuvieron ampliamente distribuidas (frecuencias de ocupación próximas al 80% de la situación actual). Esta dominancia está directamente relacionada con las amplias distribuciones en el espacio de dos especies exóticas consideradas estuáricas (*G. holbrooki* y *F. heteroclitus*, que muestran en la actualidad frecuencias de ocupación superiores al 90% en la zona intermareal), de *A. anguilla* (catádroma) y de varias especies de mugílidos (marinos migrantes). En las zonas de marisma y de agua dulce dominan de forma significativa las especies dulceacuícolas, siendo *C. carpio* la especie principal que denota esta dominancia en la zona de marisma con ocupaciones del 92% y *G. holbrooki* (84% de frecuencia de ocupación) la especie que ocupa mayor proporción de puntos en la zona dulceacuícola. Ya que *Gambusia holbrooki* puede adaptar su estrategia de vida a medios estuáricos o dulceacuícolas gracias a su plasticidad fenotípica (Pyke 2005), se consideró a esta especie como estuárica en las zonas de influencia mareal y marisma, y como dulceacuícola en la zona de agua dulce. Finalmente, un aspecto a resaltar en los ambientes dulceacuícolas es la disminución de la frecuencia de ocupación de especies dulceacuícolas, este patrón puede estar relacionado con la ausencia actual de varias especies estrictas de agua dulce (*I. lemmingii* y *S. pyrenaicus*) y también puede denotar cierto grado de deterioro en este tipo de ambientes.

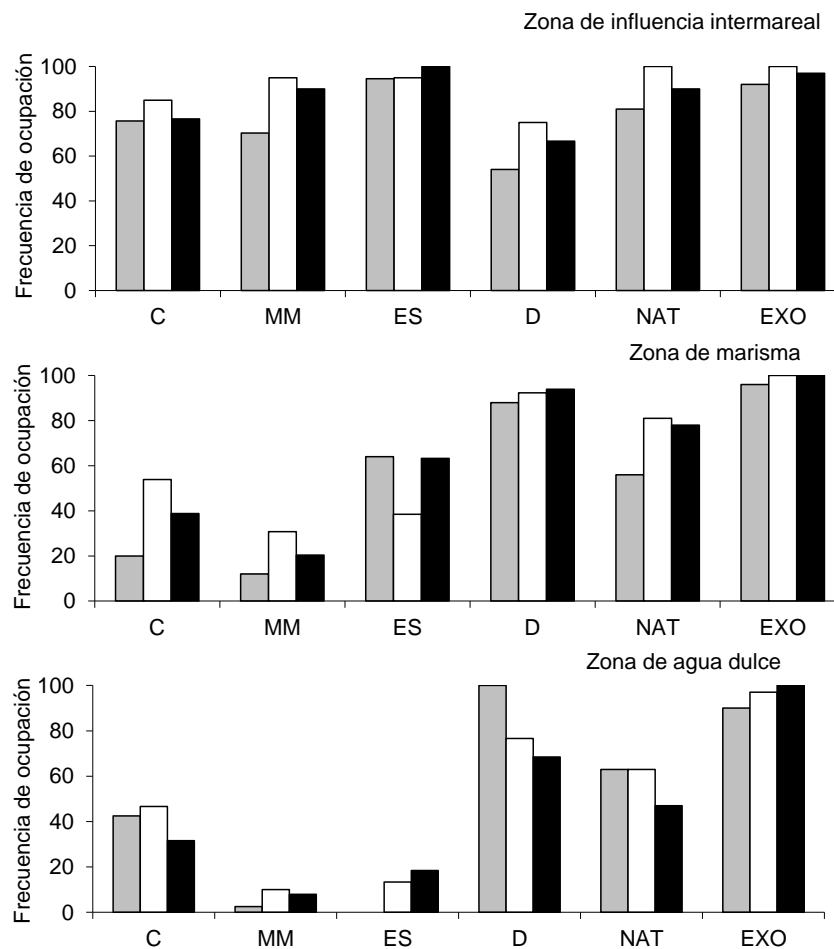


Figura 4. Variación temporal de la frecuencia de ocupación de los grupos funcionales en el Espacio Natural de Doñana. Las barras grises reflejan el periodo 1975-2001, las blancas el de 2002-2007 y las negras el de 2008-2013. C: catádrovas; MM: marinas migrantes; ES: estuáricas; D: dulceacuícola; NAT: especies nativas; EXO: especies exóticas.

Por otro lado, el número de cuadrículas UTM 1x1 km ocupadas por 4 o más especies exóticas ha aumentado claramente en los últimos años mostrando una expansión del área de distribución de las mismas en el conjunto de Doñana (Fig. 5). Pese a que la riqueza de especies nativas es mayor que la de exóticas, el número de especies nativas por cuadrícula no ha variado significativamente desde la situación pretérita ($2,40 \pm 1,70$) hasta la actual ($3,03 \pm 2,13$), sin embargo, el número de especies exóticas por cuadrícula ha aumentado significativamente ($F = 18,38$; $p < 0,001$) desde el periodo 1975-2001 ($1,48 \pm 0,61$) hasta la situación actualizada ($2,60 \pm 1,37$).

Los datos mostrados responden a análisis realizados sobre la riqueza de especies, sin hacer un estudio más detallado que tenga en cuenta otros parámetros de la estructura de la comunidad tales como datos de abundancia y biomasa de especies. En capítulos posteriores se estudian estas variables de la comunidad y se analizan de una manera comparativa las poblaciones de especies exóticas y nativas, reflejando cómo las exóticas dominan completamente la comunidad de peces (ver Capítulos 3 y 4).

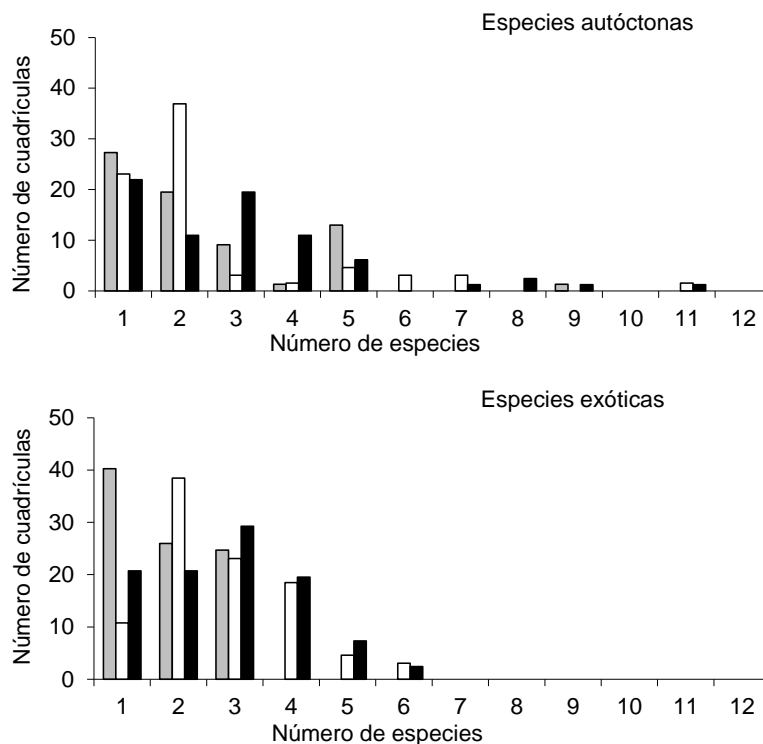


Figura 5. Número de especies por cuadrícula UTM (1x1 km) en el Espacio Natural de Doñana. Las barras grises reflejan el periodo 1975-2001, las blancas el de 2002-2007 y las negras el de 2008-2011.

ESTATUS DE CONSERVACIÓN DE LAS ESPECIES

Dentro del Espacio Natural Doñana existe un gran número de especies cuyo estado de conservación todavía no ha sido evaluado atendiendo a los criterios de la Unión Internacional de Conservación de la Naturaleza (15 especies en el contexto nacional, 9 especies en Europa y 8 especies a nivel global) (Doadrio 2002, Freyhof y Brooks 2011, IUCN 2014) (Tabla 4). La totalidad de estas especies no evaluadas presentan un carácter estuárico o marino migrante.

El grupo funcional de las especies dulceacuícolas es probablemente el que se encuentra en peor estado de conservación. Tres de las seis especies dulceacuícolas citadas históricamente dentro de los límites de este espacio no han sido detectadas desde el año 2002 (*I. lemmingii*, *S. pyrenaicus* y *G. gymnurus*), mientras que de las tres restantes, dos se encuentran catalogadas como vulnerables en el contexto nacional, europeo e internacional. Así, en la actualidad el 83% de las especies dulceacuícolas citadas desde 1975 está amenazada bajo un riesgo de extinción elevado o, incluso el 50% de éstas, puede ser considerada como extinta para el espacio.

La única especie catádróma presente, *A. anguilla*, se encuentra amenazada en todos los ámbitos geográficos, siendo considerada en peligro crítico de extinción a nivel europeo y mundial (Freyhof y Brooks 2011, IUCN 2014). Además, dos de las siete especies estuáricas citadas en la zona de estudio no han sido detectadas en los últimos años, y de las cinco actualmente presentes, una está catalogada como especie en peligro de extinción (*A. baeticus*) y otra se considera vulnerable (*A. boyeri*) (Doadrio 2002). De este modo, de las ocho especies estuáricas o catádrómas con citas históricas en el Espacio Natural, el 75% de las especies evaluadas en el contexto nacional se encuentra bajo alguna categoría de amenaza.

Tabla 4. Estatus de conservación en la Península Ibérica (Doadrio 2002), en Europa (Freyhof y Brooks 2011), y a nivel global (IUCN 2014) de las especies de citadas en el Espacio Natural de Doñana desde 1971. Con un asterisco (*) se indican las especies citadas desde el año 2002.

Especie	Grupo Funcional ¹	Estatus de Conservación		
		Península Ibérica	Europa	Mundial
<i>Anguilla anguilla</i> *	Catádruma	VU	CR	CR
<i>Atherina boyeri</i> *	Estuárica	VU	LC	LC
<i>Engraulis encrasicolus</i>	Marina Migrante	NE	NE	NE
<i>Cobitis paludica</i> *	Dulceacuícola	VU	VU	VU
<i>Iberochondrostoma lemmingii</i>	Dulceacuícola	VU	VU	VU
<i>Luciobarbus sclateri</i> *	Dulceacuícola	LC	LC	LC
<i>Squalius alburnoides</i> *	Dulceacuícola	VU	VU	VU
<i>Squalius pyrenaicus</i>	Dulceacuícola	VU	NE	NE
<i>Aphanius baeticus</i> *	Estuárica	EN	EN	EN
<i>Gasterosteus gymmnurus</i>	Dulceacuícola	EN	LC	LC
<i>Salaria pavo</i>	Estuárica	NE	NE	NE
<i>Dicentrarchus labrax</i> *	Marina Migrante	NE	LC	LC
<i>Dicentrarchus punctatus</i> *	Marina Migrante	NE	NE	NE
<i>Diplodus bellottii</i> *	Marina Migrante	NE	NE	NE
<i>Chelon labrosus</i> *	Marina Migrante	NE	LC	LC
<i>Liza aurata</i> *	Marina Migrante	NE	LC	LC
<i>Liza ramada</i> *	Marina Migrante	NE	LC	LC
<i>Liza saliens</i> *	Marina Migrante	NE	LC	LC
<i>Mugil cephalus</i> *	Marina Migrante	NE	LC	LC
<i>Pomatoschistus microps</i> *	Estuárica	NE	LC	LC
<i>Pomatoschistus minutus</i> *	Estuárica	NE	NE	NE
<i>Gobius niger</i> *	Estuárica	NE	NE	NE
<i>Solea senegalensis</i> *	Marina Migrante	NE	NE	LC
<i>Solea vulgaris</i> *	Marina Migrante	NE	NE	NE
<i>Syngnathus abaster</i>	Estuárica	LC	LC	LC

¹CR: Riesgo crítico, EN: En peligro, VU: Vulnerable, LC: Preocupación menor, NE: No evaluada.

En los últimos años se ha producido un incremento del conocimiento de la ictiofauna de Doñana gracias al gran número de proyectos desarrollados y a la implementación del *Programa de seguimiento de recursos y procesos naturales* de la Estación Biológica de Doñana. El que exista un equipo de personas dedicado al monitoreo sistemático de los cuerpos de agua durante todo el año y la especialización de este equipo en los métodos de pesca apropiados para cada zona de estudio, proporcionan unos datos de gran valor. El incremento en el número de especies detectadas en la zona hasta el año 2002, junto con el aumento en la distribución detectado en todos los grupos funcionales debe estar relacionado con la mejora del conocimiento de la ictiofauna del Doñana. Además, dicha mejora en el conocimiento posibilita el ser más concluyente respecto al aumento en el área de distribución detectado de las especies exóticas y el incremento detectado en el número de estas especies por cuadrícula. Estos hechos junto con la tendencia a la desaparición de especies nativas son signos del deteriorado estado de conservación en que se encuentra la ictiofauna del Espacio Natural Doñana.

CAPÍTULO 2

RELACIONES LONGITUD-PESO DE LAS ESPECIES DOMINANTES EN LA MARISMA DEL ESPACIO NATURAL DOÑANA¹

INTRODUCCIÓN

Las relaciones longitud-peso se han utilizado tradicionalmente para estimar el peso de los individuos de acuerdo con su tamaño en el establecimiento de modelos de crecimiento, para determinar el estado de condición en poblaciones, para proveer información sobre el tipo de crecimiento (alométrico o isométrico), así como para determinar cambios ontogénicos en el incremento de tamaño de los individuos de una población (Wootton 1998, King 2007). También han resultado útiles en la aproximación al cálculo de biomásas poblacionales o en la comparación de estrategias de vida de las especies entre distintas áreas geográficas (Binohlan y Pauly 1998, Froese 2006). Además, sus parámetros son comúnmente incorporados a bases de datos de importancia internacional como es el caso de FishBase (Froese y Pauly 2014).

La marisma del Espacio Natural Doñana es el único remanente natural que queda de las antiguas marismas del Guadalquivir, localizadas en el área más meridional de Europa. Esta zona se considera un área crítica para la conservación de la diversidad de peces del bajo Guadalquivir, además de albergar especies con un elevado valor conservacionista o económico (Baldó y Drake 2002, Fernández-Delgado 2005, Sobrino *et al.* 2005, García-Isarch *et al.* 2006, Ramos *et al.* 2012). En este espacio se han realizado estudios sobre la estrategia de vida y biología de algunas de sus especies (Fernández-Delgado *et al.* 1988a, 1988b, 1989, Fernández-

¹ Este capítulo fue publicado en la revista Journal of Applied Ichthyology en el año 2012 bajo el título "Length-weight relationships for 13 fish species collected in the Doñana marshlands (Guadalquivir estuary, SW Spain)". En el Anexo I se incluye la versión original del artículo.

Delgado 1989a, 1989b, 1990). No obstante, resulta patente la escasez de información disponible sobre parámetros de la biología poblacional de muchas de las especies dominantes en términos de abundancia en el interior de la marisma.

El objetivo propuesto en este capítulo ha sido determinar las relaciones longitud-peso para las especies dominantes de la marisma de Doñana. Entre éstas hay especies residentes cuyo ciclo vital se desarrolla completamente en el interior del área de estudio junto a especies migrantes que utilizan este espacio como zona de cría y alevinaje, algunas de las cuales fueron detectadas y analizadas únicamente en estadios juveniles.

METODOLOGÍA

Área de estudio

El estudio fue llevado a cabo en las marismas naturales del estuario del Guadalquivir, localizadas mayoritariamente dentro de los límites del Espacio Natural Doñana (marisma de Doñana) (ver apartado Área de estudio).

Esta marisma se comporta como una cubeta llana e impermeable. En condiciones naturales, al comienzo del año hidrológico (otoño) el agua dulce superficial aumenta considerablemente producto de las precipitaciones y del aumento de caudal en la red de arroyos que confluyen en ella. El agua acumulada queda retenida dentro de la marisma durante el invierno; y en primavera, comienza a desecarse como consecuencia de la evaporación y las pérdidas a través de los caños intermareales hasta quedar totalmente seca en verano (Vannéy 1970). Sin embargo, este ciclo natural se ha visto modificado en los últimos años debido principalmente a la alta proliferación de infraestructuras hidráulicas desarrolladas en sus inmediaciones (Serrano *et al.* 2006).

Pese a que el área de estudio muestra signos de degradación típicos de los sistemas acuáticos (Manzano 1999, Custodio *et al.* 2008), la zona cuenta con una extraordinaria biodiversidad, y una importante riqueza de especies en lo que se refiere al componente íctico (Fernández-Delgado *et al.* 2000, Drake *et al.* 2002).

Metodología de muestreo y laboratorio

Las especies seleccionadas proceden de las capturas obtenidas en el periodo comprendido entre septiembre de 2003 y agosto de 2005. Los muestreos se realizaron de manera estacional (excepto en primavera) en un total de 6 campañas: otoño 2003 (septiembre), invierno 2004 (febrero), verano 2004 (julio), otoño 2004 (septiembre), invierno 2005 (febrero) y verano 2005 (agosto).

Los muestreos fueron llevados a cabo en un total de 21 localidades dispersas en Doñana y que abarcaron las distintas tipologías de hábitat representativas del área (ver apartado Área de estudio y Capítulo 3).

Como técnicas de captura, se utilizaron nasas de diferente tamaño de luz de malla (0,1 cm, 0,5 cm y 1 cm), trampas tipo *minnow-traps* (Harrison *et al.* 1986) y un salabre cuadrangular (40 x 40 cm). El uso conjunto de estos métodos se puede considerar adecuado en la captura de muestras representativas de poblaciones de peces en sistemas lénticos (Franco *et al.* 2012). El esfuerzo realizado en número de nasas o trampas, así como en tiempo o área de muestreo con salabre fue dependiente del tamaño y tipo de hábitat de la localidad de muestreo. La técnica de muestreo con salabre fue muy útil en zonas donde no se pudieron colocar redes debido a la abundante vegetación o poca profundidad. Se considera que la metodología empleada permitió recolectar muestras de individuos representativas del tamaño y peso de los individuos (Froese 2006).

Los especímenes capturados fueron sacrificados con una sobredosis de aceite de clavo y conservados en formaldehído (4%). En el laboratorio se realizó la identificación taxonómica de todos los ejemplares a nivel de especie (Whitehead *et al.* 1986, Arias y Drake 1990, Fernández-Delgado *et al.* 2000) excepto para *Carassius* sp., ya que podrían existir dos especies crípticas en el área de estudio, *Carassius auratus* (Bloch, 1782) y *Carassius gibelio* (Bloch, 1782), que únicamente pueden diferenciarse mediante estudios moleculares (Ribeiro *et al.* datos no publicados). Además se tomaron medidas individuales de longitud ($L \pm 0,1$ cm; longitud furcal para todas las especies, excepto *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758), *Cobitis paludica* (de Buen, 1930), *Gambusia holbrooki* Girard, 1859 y *Fundulus heteroclitus* (Linnaeus, 1766) con longitudes totales) y peso ($P \pm 0,01$ g; peso total).

Análisis estadístico

Las relaciones longitud (L) – peso (P) fueron establecidas mediante un análisis de regresión lineal, usando L como variable independiente y P como dependiente (datos transformados logarítmicamente; \log_{10}):

$$\text{Log } P = \text{Log } (a) + b \text{ Log } (L)$$

Donde a es el punto de corte de la recta de regresión con el eje de coordenadas y b es la pendiente de la recta (Bagenal y Tesch 1978, Wootton 1998).

Previamente, se realizó un gráfico de dispersión de L vs P para detectar posibles *outliers* en las relaciones L-P y eliminarlos en los análisis de regresión. La significación estadística de la regresión se realizó mediante ANOVA. Por otro lado, la existencia de diferencias significativas de la pendiente de la recta con respecto al valor 3, indicativo de un crecimiento isométrico, se comprobó mediante la prueba t-Student.

Los análisis fueron realizados con el paquete estadístico SPSS® y con Microsoft Excel®, siendo el nivel de significación ajustado a $p < 0,05$.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se han establecido de forma significativa las relaciones L-P para trece especies pertenecientes a las siete familias dominantes en la marisma de Doñana (Tabla 1). Seis de estas especies son consideradas exóticas en el contexto peninsular (Doadrio 2002). En total se capturaron 11746 individuos que fueron pesados y medidos en su totalidad. *Fundulidae* (3816 individuos; *F. heteroclitus*), *Poeciliidae* (3455 individuos; *G. holbrooki*) y *Cyprinidae* (3285 individuos; *Luciobarbus sclateri* (Günther, 1868), *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758 y *Carassius* sp.) fueron las familias más abundantes. Como se ha visto en otros estudios, las familias *Cyprinidae* y *Mugilidae* dominaron la marisma en términos de riqueza de especies (Fernández-Delgado 2005, Capítulo 3).

En la Tabla 1 se presentan los parámetros descriptores de las relaciones L-P establecidas. El tamaño de la muestra varió entre los 21 individuos de *Liza saliens* (Risso, 1810) y los 3816 en *F. heteroclitus*. De algunas de las especies de la familia *Mugilidae* únicamente se capturaron individuos juveniles y, por lo tanto, las

relaciones establecidas son específicas de esta fracción poblacional. Las relaciones que se presentan vienen a completar datos disponibles de otras áreas geográficas (Verdiell-Cubedo *et al.* 2006, Aguirre *et al.* 2008, entre otros) y podrían ser usados en comparaciones espaciales con poblaciones de otros sistemas acuáticos entre otros aspectos. A su vez, las relaciones establecidas para *C. paludica* y *F. heteroclitus* han conformado los primeros datos sobre estos parámetros aportados a la base de datos FishBase (Froese y Pauly 2014).

Los valores del exponente b oscilan normalmente entre 2,5 y 3,5 (Froese 2006). Cuando el valor de b es igual a 3 nos indica que los individuos con menor talla muestran similares estados de condición y forma corporal que los ejemplares de mayor talla en una misma especie, es decir, la presencia de un crecimiento isométrico (Wootton 1998). No obstante, entendiendo que el crecimiento implica un cambio temporal, las relaciones L-P vienen realmente a expresar un tipo de incremento relacionado con la variación de la talla de los individuos (Vazzoler 1997). En este estudio, únicamente tres especies mostraron un crecimiento o incremento isométrico de forma significativa (*Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758), *L. sclateri* y *L. saliens*). Por otro lado, diez especies mostraron un tipo alométrico positivo (*A. anguilla*, *Micropterus salmoides* (Lacepède, 1802), *C. paludica*, *Carassius* sp., *C. carpio*, *F. heteroclitus*, *Liza aurata* (Risso, 1810), *Liza ramada* (Risso, 1827), *Mugil cephalus* Linnaeus, 1758 y *G. holbrooki*), indicando que conforme aumenta la talla de los individuos el incremento en el peso es mayor y probablemente los individuos de mayor talla muestren mejor condición somática.

En el presente estudio, los datos proceden de muestras obtenidas en diferentes ciclos anuales y campañas estacionales. Los parámetros de las regresiones establecidas deben interpretarse como valores promedio para cada una de las especies ya que éstos pueden ser afectados por múltiples factores abióticos y bióticos (Froese 2006). No obstante, tal y como hemos mencionado con anterioridad, esta información puede resultar muy útil en las comparaciones de dichos parámetros entre poblaciones de distintas zonas estuáricas, espacialmente aquellas que cuentan con especies sujetas a pesquerías o programas de gestión.

El patrón de crecimiento o incremento alométrico positivo establecido en la mayoría de las especies capturadas podría estar relacionado con la gran productividad de las zonas de marisma (McLusky y Elliott 2004), resaltando la importancia de estas zonas como lugares de engorde para el alevinaje.

Tabla 1. Relaciones longitud-peso de las especies capturadas en la marisma del Espacio Natural de Doñana. n, tamaño de la muestra; min y max, longitudes mínima y máxima (cm); a y b , parámetros de la regresión; r^2 , coeficiente de determinación ($p < 0,001$); p , nivel de significación en test t-Student.

Familia	Especies*	Sexo	n	min	max	a ($\pm 95\%$ IC)	b ($\pm 95\%$ IC)	r^2	p
Anguillidae	<i>Anguilla anguilla</i>	ambos	512	5,3	67,0	0,001 \pm 0,000	3,28 \pm 0,027	0,991	< 0,05
Centrarchidae	<i>Lepomis gibbosus</i> (E)	ambos	64	1,5	10,7	0,017 \pm 0,003	3,02 \pm 0,129	0,972	0,76
	<i>Micropterus salmoides</i> (E)	ambos	331	5,9	29,0	0,008 \pm 0,001	3,27 \pm 0,044	0,985	< 0,05
Cobitidae	<i>Cobitis paludica</i>	ambos	37	4,1	9,2	0,006 \pm 0,001	3,15 \pm 0,125	0,986	< 0,05
Cyprinidae	<i>Luciobarbus sclateri</i>	ambos	132	2,1	10,7	0,015 \pm 0,001	2,97 \pm 0,045	0,992	0,18
	<i>Carassius</i> sp. (E)	ambos	525	6,7	17,8	0,009 \pm 0,001	3,36 \pm 0,048	0,973	< 0,05
	<i>Cyprinus carpio</i> (E)	ambos	2628	1,7	22,5	0,013 \pm 0,000	3,17 \pm 0,016	0,984	< 0,05
Fundulidae	<i>Fundulus heteroclitus</i> (E)	ambos	3816	1,7	12,5	0,007 \pm 0,000	3,34 \pm 0,014	0,982	< 0,05
Mugilidae	<i>Liza aurata</i> (I)	ambos	33	1,9	21,5	0,008 \pm 0,002	3,14 \pm 0,094	0,993	< 0,05
	<i>Liza ramada</i>	ambos	107	2,1	41,5	0,008 \pm 0,001	3,15 \pm 0,043	0,995	< 0,05
	<i>Liza saliens</i> (I)	ambos	21	3,2	15,0	0,007 \pm 0,001	3,14 \pm 0,146	0,990	0,06
	<i>Mugil cephalus</i>	ambos	85	4,4	47,6	0,010 \pm 0,001	3,10 \pm 0,042	0,996	< 0,05
Poeciliidae	<i>Gambusia holbrooki</i> (E)	machos	1117	1,8	4,1	0,007 \pm 0,000	3,12 \pm 0,066	0,887	< 0,05
		hembras	2338	1,8	5,9	0,007 \pm 0,000	3,27 \pm 0,024	0,966	< 0,05

* (E) especies exóticas; (I) juveniles exclusivamente

CAPÍTULO 3

VARIACIÓN ESPACIO TEMPORAL DE LA COMUNIDAD DE PECES EN LA MARISMA DEL ESPACIO NATURAL DOÑANA²

INTRODUCCIÓN

Las marismas y las aguas estuáricas poco profundas juegan un papel importante para la ecología de amplias comunidades de peces. En diversos estudios se ha constatado cómo estos hábitats son esenciales para individuos juveniles y alevines de muchas especies de interés comercial, así como para muchas otras especies de gran importancia conservacionista (Thiel *et al.* 2003, McLusky y Elliott 2004, França *et al.* 2009). Algunos parámetros ambientales como la salinidad, temperatura, turbidez y nivel del agua presentan una alta variación dentro de los estuarios e influyen la composición espacial y temporal de las comunidades de peces (Marshall y Elliott 1998, Selleslagh y Amara 2008, Martinho *et al.* 2010). La mayoría de estos parámetros se encuentran influenciados por las temporadas de sequía que caracterizan las zonas mediterráneas, de manera que varios estudios han mostrado los efectos de la variación de la precipitación en la comunidad de peces en estuarios, tanto en otras áreas geográficas (Whitfield 2005) como en la Península Ibérica (Costa *et al.* 2007, Dolbeth *et al.* 2010, Baptista *et al.* 2010).

Históricamente, las actuaciones humanas sobre los estuarios han desembocado en alteraciones significativas sobre su estructura y dinámica ecológica. Los factores antropogénicos más estresantes en estos ecosistemas suelen estar relacionados con la explotación de recursos, la modificación de usos del suelo (por ejemplo,

² Este capítulo fue publicado en la revista *Estuarine, Coastal and Shelf Science* en el año 2013 bajo el título “Fish composition and assemblage in the anthropogenic-modified tidally-restricted Doñana (Spain) marshlands”. En el Anexo II se incluye la versión original del artículo.

aumento de los cultivos de regadío), la introducción de especies exóticas, la contaminación y la construcción de infraestructuras hidráulicas (McLusky y Elliott 2004, Vasconcelos *et al.* 2007, Bromberg-Gedan *et al.* 2009, Courrat *et al.* 2009). Centrándonos en el caso de las infraestructuras hidráulicas, gran cantidad de marismas de diferentes áreas geográficas se encuentran sometidas a importantes alteraciones en su dinámica natural como consecuencia de la construcción de barreos, diques y muros. Estas estructuras han provocado en dichas marismas una restricción de la amplitud mareal alterando los ciclos fisicoquímicos, afectando al hábitat y a la estructura y funcionamiento de sus comunidades biológicas (Harrington y Harrington 1982, Roman *et al.* 1984, McGovern y Wenner 1990, McLusky y Elliott 2004, Chícharo *et al.* 2006, Valentine-Rose *et al.* 2007).

Históricamente, el estuario del Guadalquivir ha estado rodeado de una extensión aproximada de 250000 ha de aguas poco profundas. No obstante, a partir de la primera mitad del siglo XX, la marisma comenzó a transformarse drásticamente debido a la reconversión de los usos del suelo con fines agrícolas, que causó una reducción aproximada de su superficie en un 80% (García-Novo y Marín-Cabrera 2006). Además, en los años 80 los canales naturales que conectaban los restos de marisma natural con el curso principal del río Guadalquivir fueron bloqueados con compuertas y un muro de aproximadamente 1,5 m de altura conocido como la *Montaña del Río*, estructuras que frenan la influencia mareal natural y reducen el intercambio de agua con el cauce principal del río Guadalquivir (Montes *et al.* 1998, Rodríguez-Ramírez y Clemente-Salas 2002, García-Novo *et al.* 2007). En consecuencia, el agua empujada por las mareas desde la zona del estuario no se mezcla con el agua procedente de los ríos que confluyen en la marisma, dando como resultado una marisma de agua estancada y aislada del estuario (Fernández-Delgado 2005, Fernández-Delgado 2006, Bayán-Jardín 2006). En la actualidad, los procesos estuáricos naturales están limitados a la parte baja del cauce principal del río Guadalquivir, que constituye una importante zona de cría para muchas especies de peces e invertebrados (Drake *et al.* 2002, Fernández-Delgado 2005, Sobrino *et al.* 2005).

El objetivo principal de este capítulo ha sido presentar los primeros datos descriptivos de la estructura de la comunidad de peces de la marisma de Doñana. Para ello se analizó durante dos años la variación espacial y temporal de la riqueza, abundancia y biomasa de las especies y grupos funcionales presentes. En este trabajo se ha planteado la hipótesis de que la comunidad de peces de la marisma

de Doñana no es uniforme a lo largo de la zonación espacial del sistema y que dicha comunidad varía de manera estacional. Además, también se pretende indagar sobre la estructura y características de una comunidad de peces sometida a restricción mareal.

METODOLOGÍA

Área de estudio

El estudio fue llevado a cabo en la zona remanente de marismas del estuario del Guadalquivir. La mayoría de las localidades de muestreo estuvieron localizadas dentro de los límites del Espacio Natural Doñana (Fig. 1). En condiciones naturales, el ciclo hidrológico de estas marismas comenzaba en otoño con una fase de inundación de agua dulce progresiva procedente de las precipitaciones y del desbordamiento de los cauces temporales circundantes (por ejemplo los arroyos de la Cigüeña y el Partido). Los mayores niveles de agua en la marisma se alcanzaban en invierno y primavera, y a continuación comenzaba la fase de desecado gracias a los incrementos en evapotranspiración y el desagüe de la marisma al cauce principal del Guadalquivir a través de los caños intermareales. Aproximadamente hacia la mitad del verano, la marisma quedaba totalmente seca (Vannéy 1970). No obstante, la dinámica hídrica natural de la marisma está fuertemente influenciada por el aislamiento que provocan la *Montaña del Río* y la gestión de las compuertas de los caños intermareales (Fernández-Delgado 2005, Rodríguez-Ramírez *et al.* 2008). Así, en la actualidad la marisma funciona básicamente como una cuenca endorreica que va desecándose lentamente durante la época estival debido principalmente al efecto de la evapotranspiración. La vegetación dominante en la marisma es halofílica. Las zonas de menor conductividad están dominadas por los géneros *Juncus* y *Scirpus*, y en las zonas de mayor salinidad dominan las *Quenopodiáceas*. El clima del entorno de Doñana es mediterráneo con influencia atlántica, de veranos cálidos y secos e inviernos cortos y de temperaturas suaves. Durante el estudio, la media mensual de temperatura varió entre 7,1 °C y 25,5 °C. Las precipitaciones a lo largo del año pueden ser muy variables, siendo el valor medio observado para largos períodos de tiempo de 537 l/m² (Siljeström *et al.* 2002).

Metodología de muestreo y variables ambientales

Durante el estudio se realizaron 6 campañas de muestreo, dos en otoño (septiembre de 2003 y septiembre de 2004), dos en invierno (febrero de 2004 y febrero de 2005) y dos en verano (julio de 2004 y agosto de 2005). Las 19 localidades de muestreo fueron establecidas en 4 tipos de hábitat característicos de la marisma (Fig. 2): (a) caños intermareales y charcas intermareales remanentes dentro de la marisma (*marisma externa*; localidades 1-7), (b) charcas remanentes sin influencia mareal (*marisma interna*; localidades 8-13), (c) arroyos de pequeña entidad que desembocan en la marisma (*arroyos*; localidades 14-16) y (d) pequeñas lagunas de agua dulce (*lagunas*; localidades 17-19). Todas las localidades fueron someras (menos de 80 cm de profundidad) con parches dispersos de vegetación acuática y sustrato compuesto por sedimentos de arcillas y limos.

Los muestreos fueron realizados mediante nasas de diferentes tamaños de luz de malla (0,1 cm, 0,5 cm y 1 cm). La unidad estándar de muestreo consistió en un lote de 3 nasas (una de cada luz de malla) y fue situado cubriendo un área de aproximadamente 100 m². Las redes permanecieron en el agua aproximadamente 24 horas. El uso de distintos tamaños de luz de malla se ha mostrado útil para obtener capturas del espectro completo de tallas de las especies potenciales (Clavero *et al.* 2006, Franco *et al.* 2012). El esfuerzo de muestreo se mantuvo homogéneo en todas las localidades de estudio, de manera que el número de lotes dependió del área total del hábitat disponible. La biomasa y abundancia de las especies fue estandarizada a biomasa por unidad de esfuerzo (BPUE) y capturas por unidad de esfuerzo (CPUE). En el presente trabajo, las CPUEs corresponden con el número de individuos capturados (g en el caso de las BPUEs) en cada lote de trampas durante 24 horas de pesca ($CPUE = n / \text{lote de trampas} / 24h$).

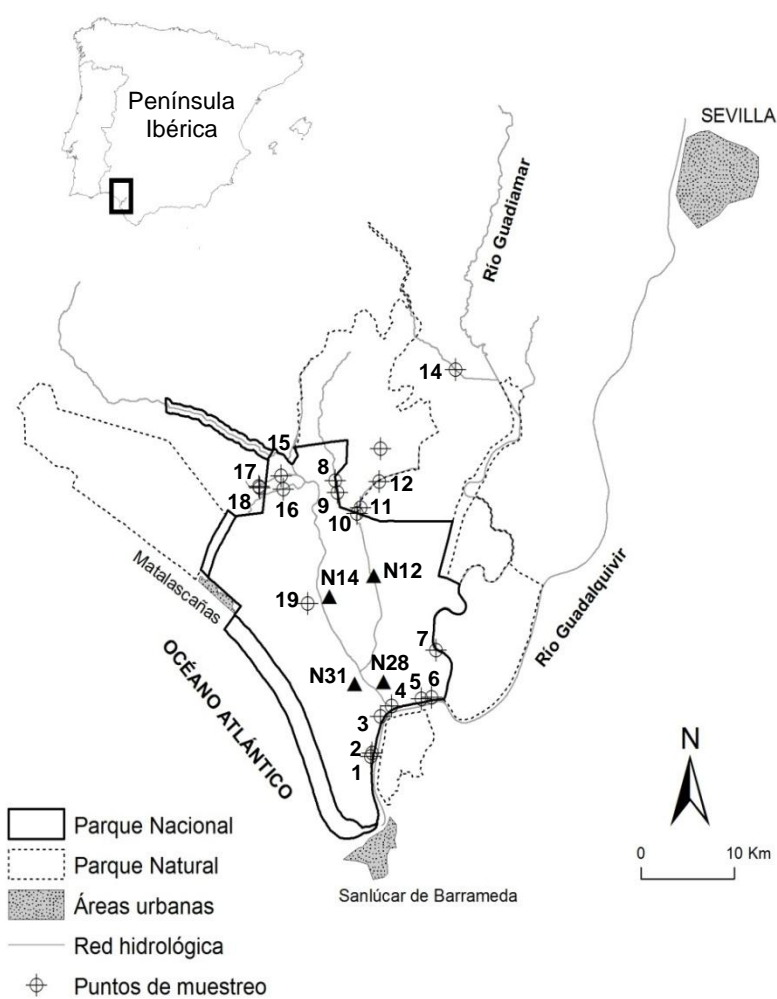


Figura 1. Mapa de la marisma del Espacio Natural de Doñana donde se muestran las localidades de muestreo (1-19) y los puntos de referencia que se utilizaron para el establecimiento del ciclo hidrológico (N12, N14, N31 y N28).

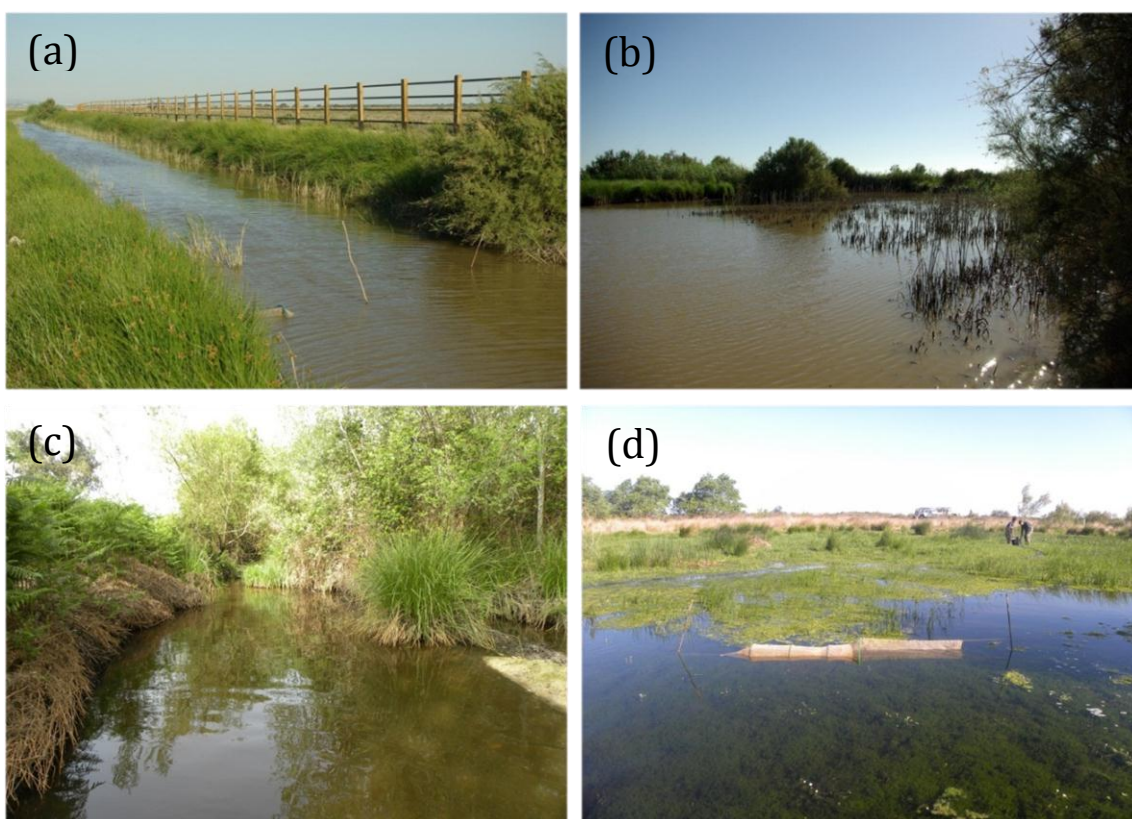


Figura 2. Tipología de hábitats muestreados en la marisma del Espacio Natural de Doñana. (a) caño intermareal de Brenes, zona de *marisma externa*; (b) caño Guadamar, zona de *marisma interna*; (c) arroyo de Sotochico, zona de *arroyos* (d) laguna de los Mimbrales, de la zona de *lagunas*. (Imágenes cedidas por Isidro Román).

Análisis de datos

La variación espacio temporal de la biomasa y abundancia de la comunidad se analizó con una aproximación multivariante usando el software PRIMER 6.0 (*Plymouth Routines In Multivariate Ecological Research*). Se calculó la biomasa y abundancia media de cada especie en cada uno de los muestreos y en todas las localidades. Los muestreos y localidades se ordenaron con un análisis nMDS (*non-Metric Multi-Dimensional Scaling*) en base a la matriz de disimilaridad de Bray-Curtis, calculada con los valores de biomasa y abundancia transformados ($x^{1/4}$) (Clarke 1993). En función del valor de estrés (S), los gráficos se clasifican en: representación excelente ($S < 0,05$), buena representación ($0,05 < S < 0,10$) y representación útil ($0,10 < S < 0,20$) (Clarke y Warwick 2001). Adicionalmente, para el estudio temporal, se realizó un análisis Cluster en base a la matriz de disimilaridad (distancias euclídeas) generado de la transformación ($x^{1/4}$) de los datos de biomasa y abundancia para cada muestreo (Clarke y Warwick 2001).

Para comprobar si existían diferencias significativas entre los grupos establecidos, se realizó un análisis de la varianza multivariante con test de significación aleatoria (ANOSIM) en base a las matrices de disimilaridad de Bray-Curtis. En este análisis, se utilizó el factor tipo de hábitat para la comparación espacial, mientras que para la temporal se utilizó el factor estación.

A continuación, se realizó un análisis de similaridad SIMPER (*Similarity percentages*) aplicado a los grupos espaciales para identificar las especies responsables de la diferenciación entre grupos. Para este análisis se utilizó la matriz de valores medios.

RESULTADOS

Variables ambientales

La precipitación media en el primer año hidrológico de estudio (septiembre 2003-agosto 2004) fue de 775,4 mm (Fig. 3). Durante este periodo la marisma mostró un ciclo hidrológico normal en función de los promedios característicos (ver apartado Área de estudio). Sin embargo, el segundo año de estudio fue anormalmente seco (172,5 mm) y la marisma no llegó a inundarse durante todo el año. A lo largo de los hábitats muestreados se observó un gradiente en los valores de conductividad, mostrando una gran variación entre localidades. Las localidades con mayor conductividad fueron las localizadas en la zona de *marisma externa*, con valores que oscilaron entre 9,33 y 23,57 mS/cm. En la *marisma interna* la conductividad varió entre 2,13 y 8,51 mS/cm y los menores valores de conductividad fueron registrados en las localidades establecidas en *arroyos* (entre 0,34 y 3,06 mS/cm) y *lagunas* (entre 0,35 y 1,47 mS/cm).

Composición de la comunidad de peces

Durante el periodo de estudio se detectaron un total de 22 especies de peces pertenecientes a 13 familias (Tabla 1). Las familias dominantes fueron *Mugilidae* (n = 5) y *Cyprinidae* (n = 4), conformando entre ambas el 40,91% de la riqueza total de especies. Seis de las especies capturadas (27,27% de la riqueza total) fueron exóticas para la fauna ibérica, *Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758), *Micropterus salmoides* (Lacepède, 1802), *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758, *Carassius* sp., *G. holbrooki* y *Fundulus heteroclitus* (Linnaeus, 1766), las cuales representaron el 95,87% de la biomasa total y el 98,90% de la abundancia total. Las especies

dominantes en biomasa fueron *C. carpio* (88,27%), *F. heteroclitus* (4,05%) y *Carassius* sp. (2,51%), y las especies más abundantes fueron *C. carpio* (50,28%), *F. heteroclitus* (24,29%) y *G. holbrooki* (23,01%).

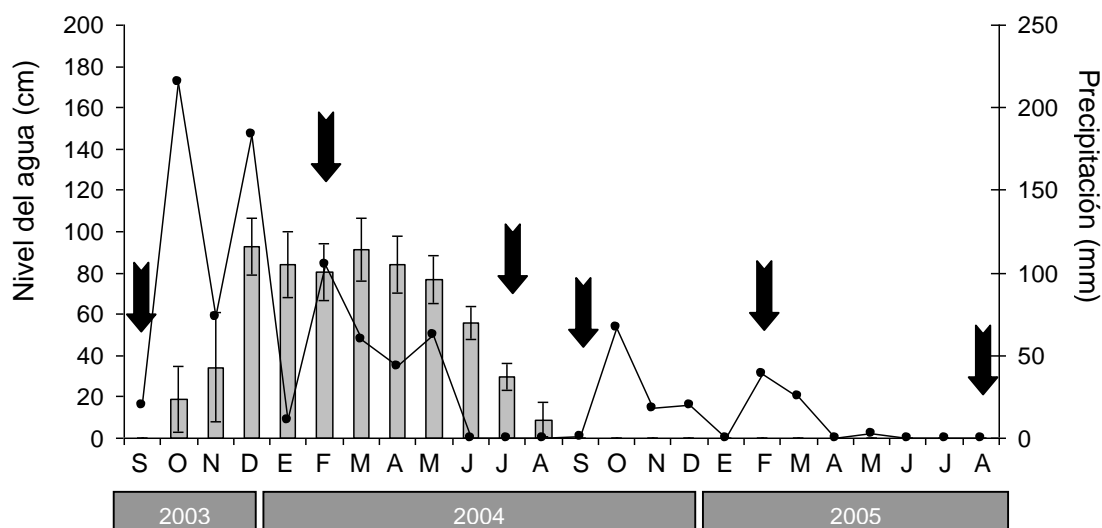


Figura 3. Variación temporal en el nivel medio del agua (barras) y la precipitación media (líneas) en cuatro puntos de referencia establecidos en la marisma del Espacio Natural de Doñana (Fig. 1) (Datos de la ICTS-RBD Estación Biológica de Doñana. CSIC). Las flechas indican el momento en que se realizaron las campañas de muestreo.

En lo relativo a los grupos funcionales, la riqueza fue dominada por especies marinas migrantes (MM; $n = 8$) y dulceacuícolas (D; $n = 8$), seguidas de especies estuáricas (ES; $n = 6$) y catádrovas (C; $n = 1$). No se capturaron especies marinas ocasionales ni anádromas durante el periodo de estudio. El grupo de las especies dulceacuícolas fue el más ampliamente representado en términos de biomasa (91,92%) y abundancia (60,83%). Los peces estuáricos representaron el 4,40% de la biomasa total y el 38,47% de la abundancia total y las especies marinas migrantes el 1,90% de la biomasa total y 0,12% de la abundancia total. Las especies catádrovas (1,91% de la biomasa total y 0,58% de la abundancia total) fueron las menos representadas.

Tabla 1. Especies de peces capturadas durante el estudio en la marisma del Espacio Natural Doñana. De cada especie se muestra el grupo funcional (Franco *et al.* 2008), biomasa total (BPUE) y abundancia total (CPUE).

Familia	Especie	Grupo funcional*	Biomasa (BPUE)	Abundancia (CPUE)
Anguillidae	<i>Anguilla anguilla</i>	C	19788,13	720,13
Atherinidae	<i>Atherina boyeri</i>	ES	11,86	13,91
Centrarchidae	<i>Lepomis gibbosus</i>	D	115,88	33,09
	<i>Micropterus salmoides</i>	D	6829,52	812,56
Cobitidae	<i>Cobitis paludica</i>	D	179,06	70,69
Cyprinidae	<i>Carassius</i> sp.	D	25847,17	478,73
	<i>Cyprinus carpio</i>	D	908934,74	50537,56
	<i>Luciobarbus sclateri</i>	D	2868,33	141,76
	<i>Squalius alburnoides</i>	D	4,66	0,74
Cyprinodontidae	<i>Aphanius baeticus</i>	ES	0,60	4,58
Fundulidae	<i>Fundulus heteroclitus</i>	ES	41665,70	24412,09
Gobiidae	<i>Pomatoschistus microps</i>	ES	2,56	6,38
	<i>Pomatoschistus minutus</i>	ES	0,78	3,27
Moronidae	<i>Dicentrarchus punctatus</i>	MM	62,90	4,90
Mugilidae	<i>Chelon labrosus</i>	MM	10265,41	26,09
	<i>Liza aurata</i>	MM	503,86	26,86
	<i>Liza ramada</i>	MM	2317,17	15,17
	<i>Liza saliens</i>	MM	88,35	29,16
	<i>Mugil cephalus</i>	MM	4770,54	21,09
Poeciliidae	<i>Gambusia holbrooki</i>	D/ES	3840,56	23128,44
Soleidae	<i>Solea senegalensis</i>	MM	1631,47	21,92
Sparidae	<i>Diplodus bellottii</i>	MM	18,38	1,17

*C: catádromas, ES: estuáricas; D: dulceacuícolas, MM: marinas migrantes.

Estructura espacial y temporal de la comunidad de peces

La estructura espacial de la comunidad de peces mostró un patrón similar tanto con datos de biomasa como de abundancia (Fig. 4). El primer eje del análisis nMDS ordenó las localidades en cuatro grupos (coincidentes con hábitats establecidos *a priori*) acordes con el gradiente de salinidad. De izquierda a derecha: *marisma externa* (localidades con los valores más altos de conductividad cercanas al cauce principal del río Guadalquivir y a la zona de influencia mareal), *marisma interna* (zona interior de la marisma más lejana del cauce principal del Guadalquivir), *arroyos* (localidades de carácter lotico y agua dulce) y *lagunas* (cuerpos de agua lénticos con escasa conductividad y aislados del área de marisma principal). Mediante el test ANOSIM de una vía se confirmó la existencia de diferencias significativas entre estos grupos espaciales, excepto para la comparación entre *arroyos* y *lagunas* (Tabla 2).

La riqueza de especies, biomasa y abundancia varió dentro de estos grupos o hábitats establecidos (Fig. 5). En la *marisma externa* se capturaron 19 especies. Mientras que en las *lagunas* se capturó sólo una especie (*G. holbrooki*), la zona de *marisma interna* mostró una riqueza total de 10 especies y 7 especies fue la riqueza presente en *arroyos*. La variación de los patrones espaciales de biomasa y abundancia fue similar, con valores promedios máximos en la *marisma externa* (24602,87 BPUE y 2403,89 CPUE) y mínimos en las *lagunas* (4,31 BPUE y 10,00 CPUE). La abundancia mostró valores medios similares en la *marisma interna* y en los *arroyos* (562,86 CPUE y 553,02 CPUE, respectivamente), aunque la biomasa promedio fue notablemente diferente entre estos hábitats (7532,89 BPUE en la *marisma interna* y 157,19 BPUE en *arroyos*).

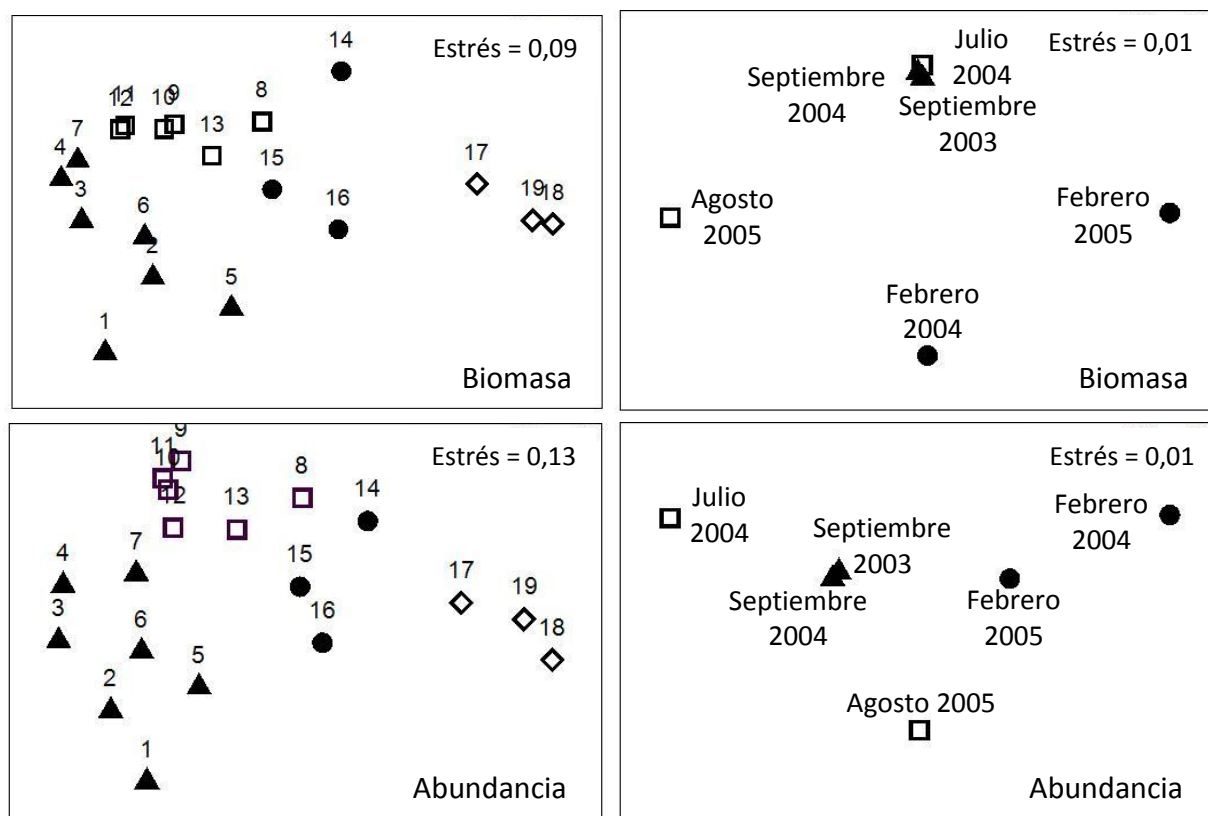


Figura 4. Gráficos nMDS referentes a la ordenación espacial (izquierda) y temporal (derecha) de la biomasa y abundancia promedio obtenida en las localidades y campañas de muestreo. Para la variación espacial, los números se corresponden con los códigos de las localidades de muestreo (Fig. 1). Se representan los hábitats establecidos *a priori*: *marisma externa* (triángulos negros), *marisma interna* (cuadrados blancos), *arroyos* (círculos negros) y *lagunas* (rombos blancos). Las estaciones establecidas *a priori* también quedan representadas: *otoño* (triángulos negros), *invierno* (círculos negros) y *verano* (cuadrados blancos).

Tabla 2. Resultados del test ANOSIM (valores R-global y *P*) para la comparación entre los grupos espaciales (factor: hábitat) y temporales (factor: estación) establecidos *a priori* con datos de biomasa y abundancia. *Marisma externa* (ME), *marisma interna* (MI), *arroyos* (A), *lagunas* (L), *otoño* (O), *invierno* (I) y *verano* (V).

Factor: Hábitat	Biomasa		Abundancia	
	Global-R	<i>P</i>	Global-R	<i>P</i>
ME-MI	0,55	0,001	0,74	0,001
ME-A	0,82	0,008	0,82	0,008
ME-L	1,00	0,008	1,00	0,008
MI-A	0,86	0,012	0,85	0,012
MI-L	1,00	0,012	0,98	0,012
A-L	0,93	0,100	0,93	0,100
Factor: Estación				
O-I	0,25	0,667	0,75	0,333
O-V	-0,25	1,000	0,00	0,100
V-I	0,75	0,333	0,75	0,333

La Figura 6 muestra la contribución de las especies mayoritarias a la biomasa y abundancia total en cada tipo de hábitat. *C. carpio* dominó en términos de biomasa en la *marisma externa* e *interna* (781938,10 BPUE y 126693,42 BPUE respectivamente). En *arroyos*, *G. holbrooki* y *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758) dominaron en biomasa (898,40 y 789,00 BPUE, respectivamente). Las especies exóticas también dominaron en términos de abundancia, de manera que *C. carpio* (49195,68 CPUE) y *F. heteroclitus* (24409,42 CPUE) fueron las especies mayoritarias en la *marisma externa* y *G. holbrooki* fue la más abundante en el resto de hábitats (7605,89 CPUE en la *marisma interna*; 9545,01 CPUE en *arroyos* y 90,00 CPUE en *lagunas*). *A. anguilla*, *C. carpio* y *F. heteroclitus* estuvieron presentes en todos los tipos de hábitats excepto en las *lagunas*.

El análisis SIMPER basado en datos de biomasa y abundancia identificó las especies que más contribuyeron a las similitudes dentro de las distintas zonas (Tabla 3). Todos los tipos de hábitats, excepto *marisma externa* (análisis de biomasa), mostraron valores de similitud cercanos o mayores al 50% tanto con datos de biomasa como con datos de abundancia. En la Tabla 3, los valores altos de *r* (ratio similitud:desviación estándar) indican que se trata de una especie típica o descriptora del grupo, es decir, indican que son las especies con mayor peso a la hora de identificar cada grupo (Clarke y Warwick 2001). De este modo, las especies típicas de la *marisma externa* fueron *A. anguilla* y *G. holbrooki*, la primera tanto con datos de abundancia como de biomasa y la segunda mayormente por su abundancia. En cuanto a la *marisma interna*, las especies descriptoras fueron *A.*

anguilla, *C. carpio* y *G. holbrooki*. Finalmente, *G. holbrooki* dominó y fue determinante en la diferenciación de los grupos de *arroyos* y *lagunas* en los análisis realizados con abundancia y biomasa.

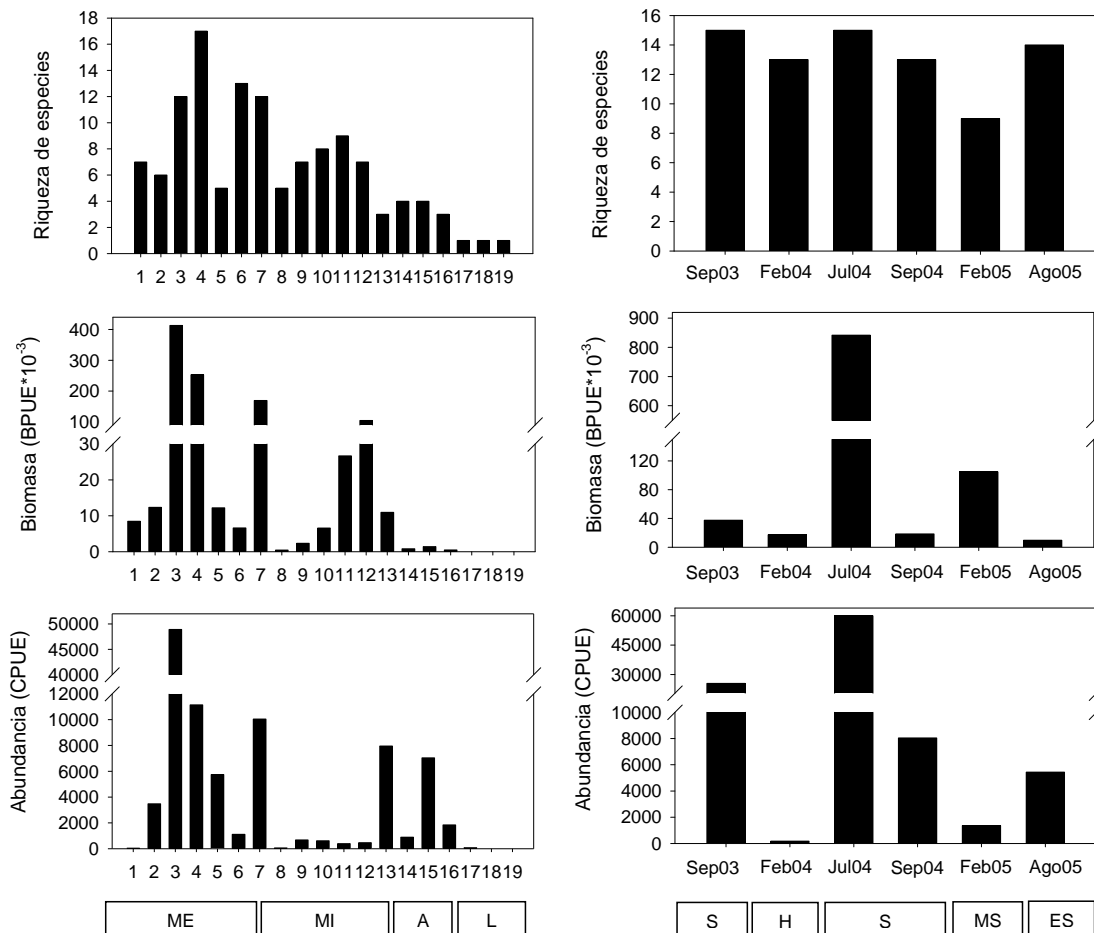


Figura 5. Variación espacial (izquierda) y temporal (derecha) de la riqueza total de especies, biomasa total y abundancia total. Para la variación espacial, los números corresponden con los códigos de las localidades de muestreo (Fig. 1). Los tipos de hábitat son *marisma externa* (ME), *marisma interna* (MI), *arroyos* (A) y *lagunas* (L). La variación temporal se representa en función de las campañas de muestreo y los grupos temporales fueron *periodo seco* (S), *periodo húmedo* (H), *periodo muy seco* (MS) y *periodo extremadamente seco* (ES).

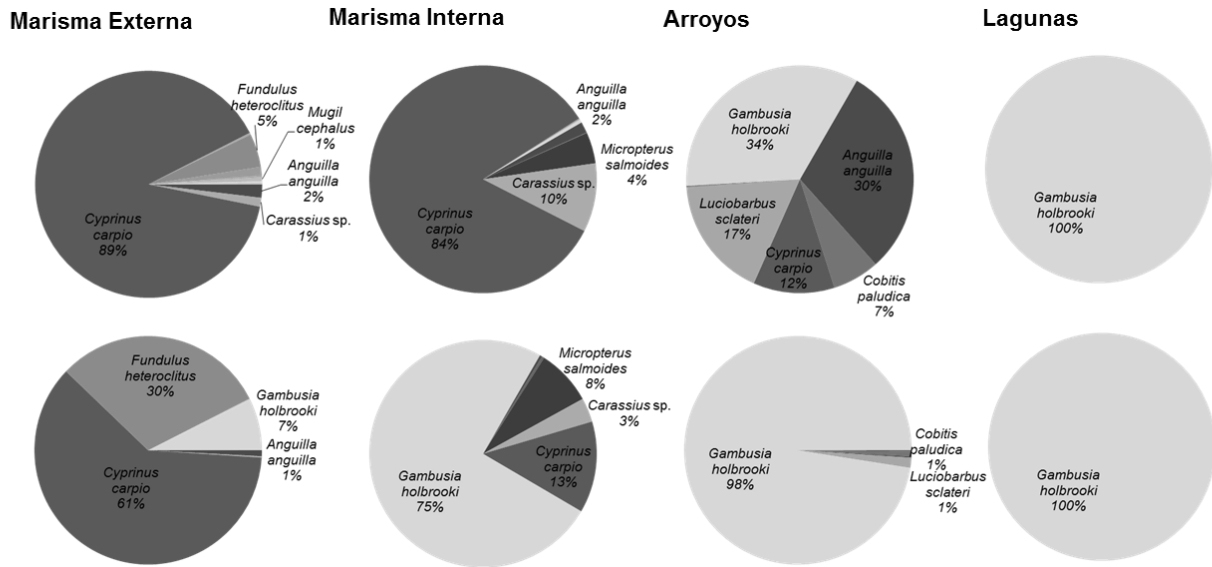


Figura 6. Proporciones de biomasa (arriba) y abundancia (abajo) de las especies presentes en cada grupo espacial o hábitat establecido *a priori*.

En términos de grupos funcionales, las especies catádromas estuvieron presentes en la *marisma externa*, *marisma interna* y *arroyos*, pero no lo estuvieron en las *lagunas*, donde el único grupo funcional presente fue el dulceacuícola (presencia exclusiva de *G. holbrooki*) (Fig. 7). Las especies marinas migrantes y estuáricas fueron dominantes en riqueza de especies en las localidades de muestreo cercanas al cauce principal del río Guadalquivir y zona de influencia mareal (*marisma externa*), y las especies dulceacuícolas dominaron en la *marisma interna*, *arroyos* y *lagunas*. Las especies marinas migrantes estuvieron presentes únicamente en las zonas de *marisma externa* y *marisma interna*. En términos de biomasa, las especies dulceacuícolas dominaron en todos los hábitats debido principalmente a la importancia de las capturas de *C. carpio* en zonas de marisma y en el caso de los *arroyos* por las capturas de *G. holbrooki* y *Luciobarbus sclateri* (Günther, 1868). En función de los datos de abundancia, el grupo de especies estuáricas fue abundante en la *marisma externa* debido a la presencia de *F. heteroclitus* y *G. holbrooki*. Este mismo grupo fue dominante en la *marisma interna* (aunque únicamente *G. holbrooki* estuvo presente). Por otro lado, las especies dulceacuícolas (*G. holbrooki*) dominaron en *arroyos* y en *lagunas*.

Tabla 3. Resultados del análisis de similaridad SIMPER espacial de los datos de biomasa y abundancia. Los valores en negrita se corresponden con el porcentaje de similaridad dentro de cada grupo. Se muestra la combinación de especies que contribuyen en más de un 90% del total de similaridad. Se presenta la contribución a la similaridad media (s), el ratio similaridad:desviación estándar (r) y la contribución a la similaridad (%).

Análisis de similaridad	Biomasa			Abundancia		
	s	r	%	s	r	%
Marisma externa			45,78			51,22
<i>Anguilla anguilla</i>	10,67	2,82	23,31	9,17	3,58	17,90
<i>Carassius</i> sp.	3,43	0,88	7,49	2,49	0,84	4,86
<i>Chelon labrosus</i>	2,23	0,58	4,86	--	--	--
<i>Cyprinus carpio</i>	6,89	0,72	15,05	6,01	0,72	11,73
<i>Fundulus heteroclitus</i>	9,86	1,14	21,54	12,94	1,35	25,27
<i>Gambusia holbrooki</i>	3,93	1,96	8,59	10,33	2,34	20,16
<i>Liza aurata</i>	2,27	0,79	4,96	1,71	0,58	3,33
<i>Liza ramada</i>	1,85	0,89	4,05	1,74	0,89	3,40
<i>Mugil cephalus</i>	1,72	0,57	3,75	--	--	--
<i>Pomatoschistus microps</i>	--	--	--	1,88	0,87	3,67
Marisma interna			65,59			65,56
<i>Anguilla anguilla</i>	11,15	5,62	17,00	7,79	6,04	11,88
<i>Carassius</i> sp.	12,91	1,32	19,68	9,52	1,33	14,52
<i>Cyprinus carpio</i>	19,03	4,03	29,02	18,10	5,25	27,61
<i>Gambusia holbrooki</i>	5,66	2,54	8,63	14,85	3,89	22,65
<i>Micropterus salmoides</i>	12,13	1,29	18,49	10,56	1,27	16,11
Arroyos			49,93			56,87
<i>Anguilla anguilla</i>	7,99	0,58	16,00	--	--	--
<i>Cobitis paludica</i>	7,05	0,58	14,12	6,12	0,58	10,77
<i>Cyprinus carpio</i>	7,48	0,58	14,99	3,32	0,58	5,83
<i>Gambusia holbrooki</i>	27,41	8,29	54,89	44,46	8,53	78,17
Lagunas			70,97			76,76
<i>Gambusia holbrooki</i>	70,97	4,03	100	76,76	6,53	100

Las ordenaciones nMDS para el análisis temporal en función de los datos de biomasa y abundancia mostraron valores de estrés muy bajos lo cual quiere decir que los gráficos representaron con alto grado de exactitud la segregación de los diferentes muestreos (Fig. 4). Sin embargo, los grupos resultado del nMDS y del análisis Cluster no agruparon los muestreos de acuerdo al patrón estacional establecido *a priori*, sino que lo hicieron en función de las condiciones hidrológicas que caracterizaban a la marisma en los momentos de muestreo. De este modo, un primer grupo, definido como *periodo seco*, agregó los muestreos de septiembre 2003, julio 2004 y septiembre 2004 (60% de similaridad en el análisis Cluster). El resto de los grupos fueron conformados por un único muestreo. Así, febrero 2004 fue identificado como *periodo húmedo*, ya que correspondió con los mayores niveles de acumulación de agua en la marisma. Por otro lado, los muestreos de

febrero 2005 y agosto 2005 fueron llevados a cabo durante los momentos más secos del ciclo hídrico de la marisma (Fig. 3), y en consecuencia, se identificaron como *periodo muy seco* y *periodo extremadamente seco* respectivamente.

El análisis ANOSIM no mostró diferencias significativas entre las estaciones establecidas *a priori* ni con datos de abundancia ni con los de biomasa (Tabla 2). Para los grupos temporales que se identificaron a raíz de los resultados de la ordenación nMDS y Cluster (*seco*, *húmedo*, *muy seco* y *extremadamente seco*), no pudieron ser realizados los análisis ANOSIM ni SIMPER, ya que tres de estos grupos estaban conformados por un único muestreo y no presentaban réplicas. Los valores más elevados de riqueza fueron detectados en el *periodo seco* (19 especies), mientras que la menor riqueza de especies se dio durante el *periodo muy seco* (10 especies) (Fig. 5). El *periodo seco* mostró valores promedios altos de biomasa (16424,33 BPUE) y abundancia (1904,05 CPUE), mientras que en el *periodo húmedo* se obtuvieron los valores más bajos (914,33 BPUE; 9,42 CPUE). En el *periodo muy seco* los valores promedio de biomasa y abundancia fueron 9519,72 BPUE y 104,59 CPUE, respectivamente. De igual modo, en el *periodo extremadamente seco* fueron 1398,22 BPUE y 776,96 CPUE.

La especie dominante en la comunidad en términos de biomasa fue *C. carpio* durante los *periodos seco* y *muy seco*, *Chelon labrosus* (Risso, 1827) y *C. carpio* en el *periodo húmedo*, y un grupo diverso de cinco especies en el *periodo extremadamente seco* (Fig. 8). En términos de abundancia, *C. carpio* fue la especie dominante en el *periodo seco* y *G. holbrooki* fue dominante en el resto de periodos. Sin embargo, *C. carpio* también contribuyó en gran medida a la abundancia en los *periodos húmedo* y *muy seco*, así como *A. anguilla* y *C. labrosus* también fueron abundantes en el *periodo húmedo*.

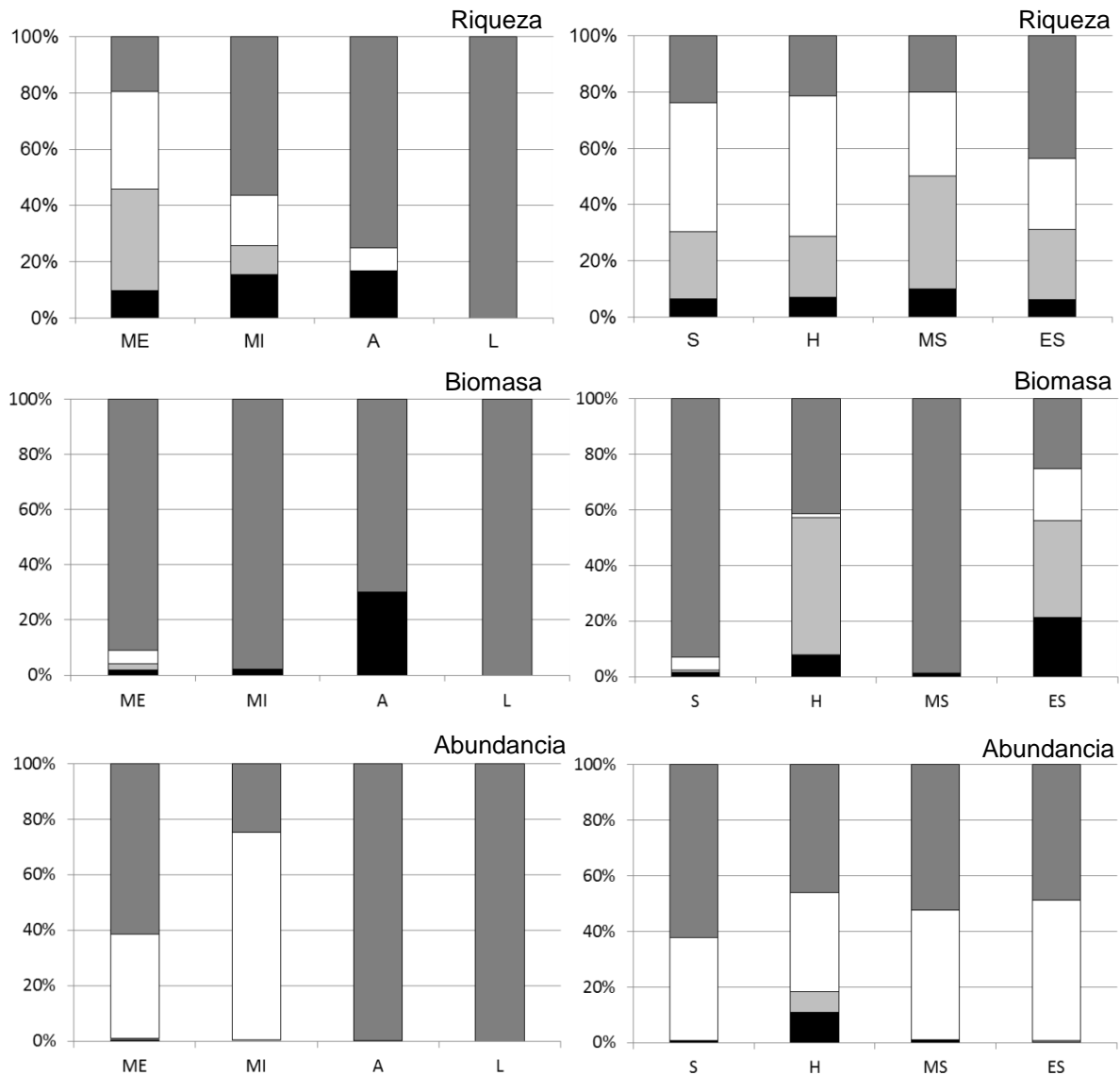


Figura 7. Contribución relativa de los grupos funcionales para cada tipo de hábitat (*marisma externa* (ME), *marisma interna* (MI), *arroyos* (A) y *lagunas* (L)) y grupo temporal: *seco* (S), *húmedo* (H), *muy seco* (MS) y *extremadamente seco* (ES). Negro: especies catádromas; gris: especies marinas migrantes, blanco: especies estuáricas, gris oscuro: especies dulceacuícolas.

La composición de grupos funcionales fue similar en diferentes periodos (Fig. 7). Especies marinas migrantes y estuáricas fueron abundantes en todas las fases temporales. Las especies dulceacuícolas fueron el principal componente de la biomasa de la ictiofauna durante los *periodos seco* y *muy seco*. Las especies marinas migrantes, especialmente *C. labrosus*, fueron importantes en el *periodo húmedo*. En el *periodo extremadamente seco* las especies catádromas, marinas migrantes, estuáricas y dulceacuícolas mostraron valores similares de biomasa. El análisis de abundancia de los grupos funcionales mostró que casi todos los grupos temporales

estuvieron compuestos por especies dulceacuícolas y estuáricas, excepto el *periodo húmedo*, en el que también tuvieron un peso importante las especies catádrumas y marinas migrantes.

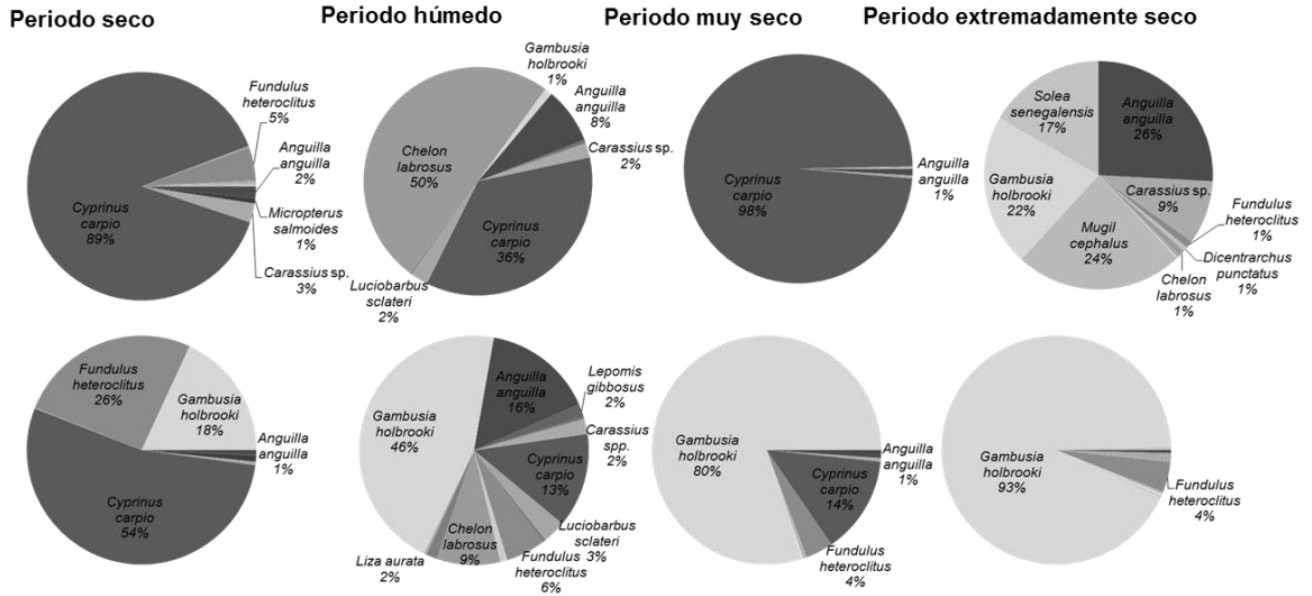


Figura 8. Proporciones de biomasa (arriba) y abundancia (abajo) de las especies presentes en cada grupo temporal.

DISCUSIÓN

Composición de peces y estructura funcional

En este estudio se presentan datos inéditos para Europa sobre la descripción de la comunidad de peces en una marisma con restricción mareal modificada por los seres humanos. Varios estudios realizados en Norteamérica han mostrado que la pérdida de hábitats y dinámicas de marisma han tenido efectos negativos para la comunidad de peces, tales como la reducción de la riqueza específica y de recursos tróficos (Harrington y Harrington 1982), la alteración de patrones estacionales y la disminución de zonas de cría (McGovern y Wenner 1990). Sin embargo, un estudio realizado en una marisma con restricción mareal en Massachussets no reflejó cambios en la composición de la comunidad, además en dicha marisma persistían los hábitats de cría, reproducción y alimentación para muchas de las especies presentes (Raposa y Roman 2001). Por otra parte, la rehabilitación de la dinámica y ciclos mareales en áreas de marisma restauradas se ha considerado esencial en la recuperación de la vegetación natural y las comunidades de necton en Rhode Island (Roman *et al.* 2002).

En el presente trabajo se detectaron un total de 16 especies nativas en la marisma restringida de Doñana a lo largo de dos años, que representaron el 64% de las especies históricamente citadas en el área de estudio (ver Capítulo 1) (Fernández-Delgado *et al.* 2000). Esta riqueza de especies es mayor a la registrada en otras marismas Europeas, con la excepción de la bahía de Cádiz (España), zona próxima a Doñana donde han sido citadas 37 especies (Drake y Arias 1991, Pihl *et al.* 2002). Los datos de riqueza de especies están condicionados por el tipo de arte de pesca empleado, esfuerzo y periodo de muestreo desarrollado en cada estudio. No obstante, se ha demostrado cómo las nasas son un arte de pesca adecuado en el caso de la tipología de hábitats presentes en la marisma de Doñana (Franco *et al.* 2012).

Las especies dominantes en Doñana fueron *C. carpio*, *Carassius* sp., *G. holbrooki* y *F. heteroclitus*, mientras que en otras marismas europeas las especies dominantes pertenecen a las familias de los góbidos, clupeidos y mugílidos (Thiel *et al.* 2003, Veiga *et al.* 2006, Selleslagh y Amara 2008, Green *et al.* 2009). Estas familias típicas de marismas europeas son abundantes también en el cauce principal del río Guadalquivir (Drake *et al.* 2002). No obstante, únicamente estuvieron presentes en el 26,3% de los puntos muestreados dentro de la marisma del Espacio Natural Doñana (marisma de Doñana). De forma similar, las especies estuáricas y marinas migrantes se han presentado como dominantes en diversos estudios realizados en zonas de marisma (Drake y Arias 1991, Elliott y Dewailly 1995, Hampel *et al.* 2003, Veiga *et al.* 2006), mientras que en Doñana las especies dulceacuícolas dominaron en términos de biomasa y abundancia. Además, esta dominancia se muestra a pesar de que las especies marinas migrantes fueron el grupo funcional con mayor número de especies. El hecho de que las especies dulceacuícolas sean mayoritarias debe estar relacionado con la gran influencia de agua dulce que presenta la marisma. Por otro lado, existen muchas especies estuáricas y marinas migrantes en el cauce principal del río Guadalquivir (Drake *et al.* 2002), sin embargo, es posible que la entrada a la marisma les resulte dificultosa debido a la escasa conectividad provocada por la presencia de la *Montaña del Río* y las compuertas de los caños mareales (ver Capítulo 5). La dominancia de especies dulceacuícolas en marismas ha sido también registrada en una zona del estuario del Loira donde, al igual que en nuestro estudio, la influencia mareal está reducida y depende de la gestión en las compuertas establecidas en caños mareales (Mathieson *et al.* 2000). Por el contrario, Veiga *et al.* (2006) detectaron comunidades con una importante presencia de especies estuáricas y

marinas migrantes en zonas de marisma con una alta influencia de agua dulce pero sin restricción mareal. Durante nuestro estudio no se capturaron especies marinas ocasionales, probablemente debido a que la conductividad dentro de la marisma no haya sido suficientemente alta como para permitir la presencia de este grupo funcional (Elliott *et al.* 2007). Tampoco se capturaron especies anádromas. Actualmente, dos especies anádromas históricamente presentes en el estuario del Guadalquivir se consideran extintas, *Acipenser sturio* Linnaeus, 1758 y *Alosa alosa* (Linnaeus, 1758) (Fernández-Delgado 2006). A su vez, otras dos se encuentran con un nivel de amenaza muy elevado, *Petromyzon marinus* Linnaeus, 1758 y *Alosa fallax* (Lacépède, 1803), debido fundamentalmente a la sobrepesca y a la barrera que representa la presa de Alcalá del Río, construida 110 km aguas arriba de la boca del estuario, para sus movimientos migratorios (Fernández-Delgado 2006).

El uso de grupos funcionales como indicadores de la salud de las comunidades acuáticas ha sido propuesto en varias ocasiones (Breine *et al.* 2007, Franco *et al.* 2008). La inusual composición de grupos funcionales detectados en este estudio en comparación con otras marismas podría estar en relación con la degradación del hábitat debido a los procesos de aislamiento que, en su conjunto, favorecen el estancamiento e influencia de agua dulce en la marisma. De forma similar a lo que nos indica la estructura de la comunidad en función de los grupos funcionales, la abundancia y estatus poblacional de las especies invasoras podrían ser un indicador de la degradación de hábitats presentes en aguas naturales salinas (Kennard *et al.* 2005).

Las especies de peces exóticos son importantes agentes estresantes en algunas zonas estuáricas de Norteamérica (Ruiz *et al.* 1999), sin embargo, pocos estudios han revisado este fenómeno en los estuarios Europeos (Costello *et al.* 2002, Stevens *et al.* 2004). En términos de biomasa y abundancia, las especies dominantes en la comunidad de peces de la marisma de Doñana son principalmente exóticas invasoras, lo que podría estar provocando diferentes presiones sobre el sistema (García-Berthou 2007, Ribeiro y Leunda 2012). La especie dominante fue *C. carpio*, especie poco común en estuarios occidentales, si bien, históricamente ha presentado elevadas abundancias en la zona (Fernández-Delgado *et al.* 2000). Su dominancia en la marisma debe estar relacionada con el descenso de salinidad y el estancamiento de las aguas, factores que proveen de un hábitat excepcional a esta especie. Actualmente, *C. carpio* es probablemente una especie clave en el ecosistema de Doñana afectando, entre otros, a la densidad de

macrófitos e invertebrados (Matsuzaki *et al.* 2009) e incrementando la eutrofia natural y la turbidez del agua (Britton *et al.* 2007). En consecuencia, esta especie estaría reduciendo la abundancia potencial que podrían presentar otras especies de peces nativos a causa de la modificación del hábitat (Wolfe *et al.* 2009). La segunda especie exótica dominante fue *F. heteroclitus*, nativa de Norteamérica y que ha habitado en la zona de estudio probablemente desde los años 70 (Fernández-Delgado 1989a). Actualmente se encuentra distribuida en la mayor parte de marismas atlánticas del suroeste de la Península Ibérica (Gutiérrez-Estrada *et al.* 1998). Por otra parte, otra de las especies que actualmente se presentan como clave en el sistema de marisma de Doñana es *G. holbrooki*. Debido a su alto potencial para invadir sistemas naturales y a la gran cantidad de impactos con los que ha sido relacionada, esta especie está considerada como altamente invasora a nivel mundial (Pyke 2005). Cabe destacar que ambas especies (*G. holbrooki* y *F. heteroclitus*) ocupan hábitat similares a *Aphanius baeticus* Doadrio, Carmona & Fernández-Delgado, 2002, una especie de ciprinodóntido altamente amenazada presente en el área de estudio (Oliva-Paterna *et al.* 2006).

Variación de la distribución espacial y temporal

Varios estudios realizados en zonas estuáricas han mostrado que factores como la turbidez, el pH y la distancia a la desembocadura de los cauces principales afectan a cambios espaciales en las comunidades de peces (Marshall y Elliott 1998, Selleslagh y Amara 2008). En la zona de estudio estos factores ambientales son muy homogéneos ya que las estructuras hidráulicas limitan el intercambio de flujo mareal y de agua entre el cauce principal y la marisma. No obstante, la variación espacial observada en la riqueza, biomasa y abundancia está directamente relacionada con el gradiente de salinidad que va desde la zona de *marisma externa*, caracterizada por la presencia de los valores más altos de conductividad, a las *lagunas* de agua dulce. De acuerdo con Elliott *et al.* (2007), la estructura de grupos funcionales dentro de un estuario es el resultado de los efectos de gradientes relacionados con el *continuum* de conductividad. Así, en nuestro estudio las especies catádromas y marinas migrantes estuvieron presentes en las zonas de *marisma externa*, mientras que el número de especies dulceacuícolas aumentó progresivamente con el descenso de la conductividad hasta las zona más aisladas (*lagunas*), las cuales fueron habitadas exclusivamente por *G. holbrooki*. Históricamente, la comunidad de peces de las zonas limnéticas en Doñana estaba compuesta por especies dulceacuícolas nativas, por ejemplo *Cobitis paludica* (de

Buen, 1930), *Iberochondrostoma lemmingii* (Steindachner, 1866), *Squalius alburnoides* (Steindachner, 1866) y *Squalius pyrenaicus* (Günther, 1868) (Fernández-Delgado *et al.* 2000), sin embargo, éstas son actualmente escasas o ausentes (ver Capítulo 1). Además, especies nativas eurihalinas bajo niveles de amenaza muy elevados en el estuario del Guadalquivir como *A. baeticus*, (Fernández-Delgado *et al.* 2000), han mostrado abundancias muy poco significativas en el área estudio. Por otro lado, *A. anguilla*, especie críticamente amenazada (IUCN 2014), resultó relativamente abundante en los hábitats de *marisma externa* y *marisma interna*. Dado que la marisma de Doñana es una de las zonas naturales de mayor extensión más cercanas al área de reproducción de esta especie, podría estar jugando un papel esencial en su conservación (Kettle *et al.* 2011, Arribas *et al.* 2012).

En comparación con otras zonas estuáricas, en este estudio no se observó un patrón relacionado con las estaciones del año en la comunidad de peces. Los resultados del análisis nMDS indicaron que los cambios en la comunidad de peces estuvieron más relacionados con el ciclo hidrológico de llenado y vaciado de la marisma que con las estaciones. Así, los grupos de peces que derivaron de este análisis fueron identificados en función del hidroperiodo de la marisma (*húmedo*, *seco*, *muy seco* y *extremadamente seco*). Estudios realizados en áreas mediterráneas han mostrado descensos en la abundancia y reclutamiento de determinadas especies ante condiciones de sequía (Dolbeth *et al.* 2010, Martinho *et al.* 2010), mientras que otros estuarios han mostrado que la influencia de agua dulce no reduce la riqueza de especies o su abundancia (Costa *et al.* 2007). En este trabajo, aunque no se dispone de una comparativa entre periodos muy precisa debido a la falta de réplicas temporales, los valores de baja abundancia detectados en los *periodos muy seco* y *extremadamente seco* podrían estar relacionados con procesos de alta mortalidad que son comúnmente observados en la marisma durante las sequías (Fernández-Delgado 2005) y que podrían relacionarse con reducciones importantes en la disponibilidad de hábitat. El caso de las bajas capturas obtenidas durante el *periodo húmedo* podría estar más relacionado con el elevado volumen de agua y alta conectividad que caracteriza al interior de la marisma durante este periodo, que provocaría una reducción en la capturabilidad condicionada por la mayor dispersión de los individuos en la gran cantidad de hábitat disponible. En este estudio se considera que la alta heterogeneidad en la composición de la biomasa de la comunidad de peces durante el *periodo extremadamente seco* podría estar más relacionada con la gestión de las compuertas que se hace por parte del

Parque Nacional que con factores naturales, ya que en condiciones de sequía las compuertas se encuentran abiertas para evitar mortandades de peces y aves como consecuencia de epidemias (Fernández-Delgado 2006).

Los factores responsables de la variación espacial y temporal de la comunidad de peces en marismas incluyen la influencia del paisaje, las características ecológicas a escala local (Green *et al.* 2009) y los ciclos biológicos de las especies (Elliott *et al.* 2007). En la marisma de Doñana, la comunidad de peces probablemente se encuentra afectada por las condiciones de restricción mareal como resultado de infraestructuras hidráulicas de origen humano. La presencia de especies estuáricas y marinas migrantes no fue significativa en términos de abundancia y biomasa dentro del área de marisma. Sin embargo, las especies dulceacuícolas fueron el grupo funcional mayoritario. De la misma manera, las especies exóticas invasoras fueron dominantes en todos los tipos de hábitat y en todos los periodos del ciclo hidrológico.

La estructura espacial de la comunidad de peces estuvo determinada por variaciones en la abundancia y biomasa relacionada con el gradiente de salinidad. Sin embargo, los grupos temporales estuvieron más relacionados con la sequía y probablemente estuvieron afectados por la gestión de las compuertas de los caños intermareales. En esencia, todos los signos de degradación observados en la comunidad de peces de la marisma de Doñana parecen indicar una pérdida de conectividad entre la marisma y el estuario del río Guadalquivir, debido a la existencia del muro y las compuertas que limitan la influencia mareal y convierten el área en un sistema limnético de aguas dulces y estancadas.

CAPÍTULO 4

COMPOSICIÓN Y DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LA COMUNIDAD DE PECES EN LAS CHARCAS TEMPORALES DE LA MARISMA DEL ESPACIO NATURAL DOÑANA

INTRODUCCIÓN

La comunidad de peces presente en las charcas temporales de marismas de estuarios o llanuras de inundación fluvial muestra comúnmente una estructura determinada por factores locales de diversa índole, como la tipología y densidad de vegetación acuática, la complejidad del hábitat, la concentración de oxígeno disuelto, la profundidad o el tiempo de aislamiento de las propias charcas (Baber *et al.* 2002, Petry *et al.* 2003, Pazin *et al.* 2006, Selleslagh y Amara 2008, Neiff *et al.* 2009, Escalera-Vázquez y Zambrano 2010, Tondato *et al.* 2013). También otros factores abióticos a escalas de aproximación más extensas como el grado de conectividad entre charcas, la conexión con el curso de agua permanente más cercano o la proximidad a la zona de mayor influencia marina son determinantes a la hora de explicar la composición y estructura de las comunidades presentes en dichos cuerpos de agua temporales (Baber *et al.* 2002, Kang y King 2003, Lasne *et al.* 2007, Green *et al.* 2012). Por otro lado, existen factores de carácter biótico que pueden influir en gran medida en la diversidad de peces característica de este tipo de sistemas, ya sea a causa de interacciones biológicas tales como la depredación, u otros factores como la disponibilidad de alimento (Rodríguez y Lewis 1994, Rodríguez y Lewis 1997, West y Zedler 2000, Suárez *et al.* 2001).

Las charcas temporales con periodos recurrentes de desecación contribuyen en gran medida a la biodiversidad regional de los ecosistemas acuáticos (Williams 2006). La complejidad hidrológica de este tipo de charcas temporales junto con las condiciones ambientales extremas que acontecen en ellas suelen llevar asociado un alto grado de especialización de los organismos que las habitan, o bien la

presencia de especies con una gran plasticidad fenotípica, lo que normalmente implica una composición de especies peculiar (De Meester *et al.* 2005).

En el contexto del Espacio Natural Doñana, la marisma funciona básicamente como una cuenca endorreica que pierde progresivamente el agua durante la primavera y el verano debido fundamentalmente a la elevada evapotranspiración que se da en la zona. Por esta razón, las aguas presentes al final de la primavera o comienzo del verano van conformando una red de charcas temporales o *lucios* con diferente régimen de inundación, diferencias en sus características de hábitat y en el grado de conectividad entre ellas (García-Novo y Marín-Cabrera 2006, Serrano *et al.* 2006). La salinidad de estos sistemas se va incrementando conforme el agua se va evaporando. Además, debido a la ligera pendiente Norte-Sur presente en la marisma, y a la entrada de agua con mayor salinidad a través de los caños intermareales localizados en la zona Sur y Suroeste, existe cierto gradiente de salinidad en interior de la propia marisma (García-Novo y Marín-Cabrera 2006). Esta heterogeneidad ambiental contribuye notablemente a estructurar la elevada riqueza y diversidad biótica que caracteriza a estos sistemas (Domínguez 2002, Rodríguez 2002, García-Novo y Marín-Cabrera 2006). No obstante, con las excepciones de grupos como las aves, el plancton o los macrófitos, los trabajos referentes a organismos acuáticos en los sistemas temporales del área de estudio no son muy abundantes (Reyes *et al.* 2007, Espinar *et al.* 2002, Fahd *et al.* 2009). De esta manera, la comunidad de peces nunca ha sido estudiada en las charcas temporales de Doñana pese a la importancia que puede tener en el ecosistema marismeno, tanto por su relevancia como consumidores primarios, como también por conformar la base alimenticia para otros grupos faunísticos (McLusky y Elliott 2004). En relación con esto, este estudio pretende resaltar la importancia que tiene el sistema de charcas temporales en el contexto de la gestión de la biodiversidad de la propia marisma de Doñana.

El objetivo de este trabajo radica en conocer la composición y estructura de la comunidad de peces de las charcas temporales de la marisma del Espacio Natural Doñana, determinando la posible existencia de un patrón espacial en dicha composición y estructura. Además, se pretende analizar si este patrón está determinado por variables relacionadas con el hábitat de las charcas y/o por factores relacionados con su conectividad, ya sea entre charcas cercanas o con zonas potenciales de la entrada de peces en la marisma.

METODOLOGÍA

Área de estudio

El área de estudio está localizada en la desembocadura del río Guadalquivir, dentro de la marisma del Espacio Natural Doñana (marisma de Doñana) al suroeste de la Península Ibérica. La zona de marisma es una cubeta llana e impermeable con un régimen de inundación fuertemente condicionado por las precipitaciones, por el desbordamiento de arroyos tributarios del Guadalquivir y, en menor medida, por el aporte del acuífero libre situado bajo su superficie (Serrano *et al.* 2006).

El ciclo hidrológico empieza en otoño, cuando comienza a acumularse en la marisma el agua procedente de los arroyos circundantes que confluyen en ella (Fig. 1). A finales del otoño y principios de invierno, se presentan las cotas máximas de profundidad, y con el comienzo de la primavera y el aumento en la evapotranspiración, la marisma se va desecando hasta quedar totalmente seca en verano (Vannéy 1970, Serrano *et al.* 2006) (Fig. 2). En los procesos de inundación y desecación también influye la presencia de infraestructuras hidráulicas construidas en la zona con el objetivo de gestionar los volúmenes de agua dentro de ella, tales como la elevación artificial del levé o relieve perimetral que rodea al cauce principal del río Guadalquivir (*Montaña del Río*) y la construcción de compuertas en los caños intermareales (Bayán-Jardín 2006, Rodríguez-Ramírez *et al.* 2008). Estas infraestructuras actúan reteniendo el agua dentro de la marisma por más tiempo y limitando el intercambio de agua con la zona baja del estuario (Urdiales *et al.* 2010).

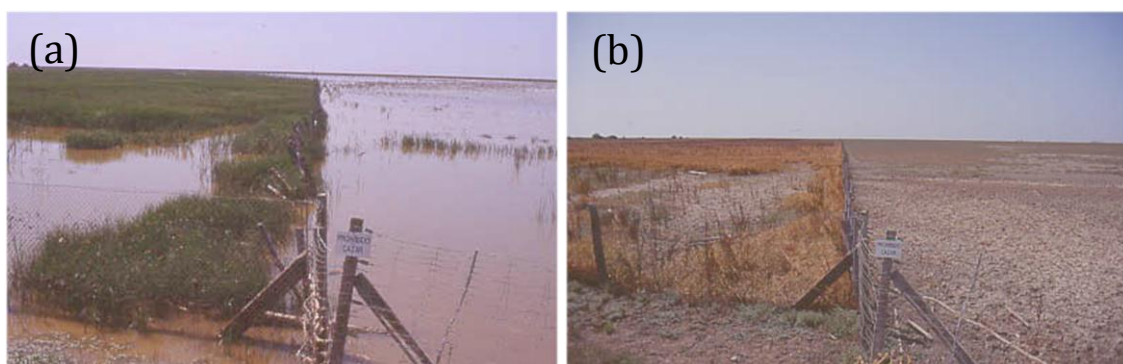


Figura 2. Proceso de desecado de la marisma del Espacio Natural de Doñana. La imagen (a) fue tomada en mayo, durante el proceso de desecado de la marisma, mientras que la imagen (b) fue tomada en el mismo sitio en julio, ya con la marisma seca. (Imágenes cedidas por Andy J. Green, Estación Biológica de Doñana).

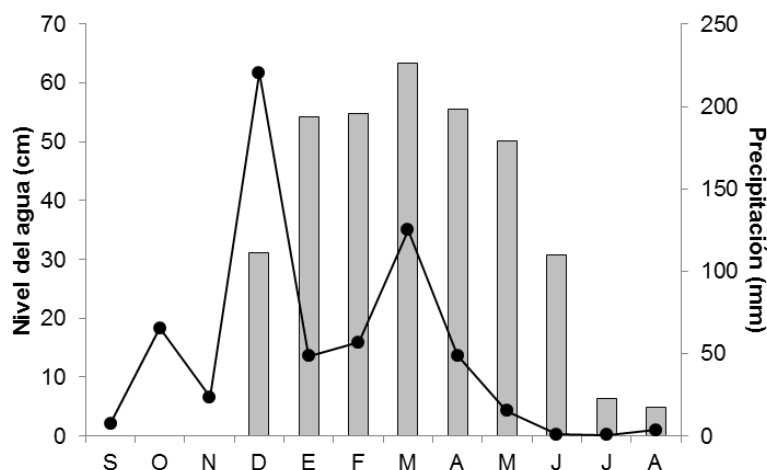


Figura 1. Variación temporal en el nivel medio del agua (barras) y la precipitación media (líneas) en el punto de referencia N28 (Lucio del Rey) de la marisma del Espacio Natural de Doñana (Fig. 4). (Datos de la ICTS-RBD Estación Biológica de Doñana. CSIC).

La principal vía de pérdida de agua de la marisma es la evapotranspiración. Por esta razón, las aguas presentes al final del verano presentan una alta salinidad que, gracias a la suave pendiente existente desde las zonas más altas y la influencia marina que entra a través de los caños intermareales, se incrementa en un gradiente Norte-Sur (García-Novo y Marín-Cabrera 2006). Durante el proceso de desecado, el agua que queda acumulada en las zonas más deprimidas de la marisma va generando una serie de charcas (lucios) desconectadas unas de otras como consecuencia de las variaciones en la topografía. En ese momento, estas charcas no muestran conexión con cuerpos de agua permanentes y su hidroperiodo varía dependiendo básicamente de su profundidad. Esta red de charcas se conforma de grandes lucios naturales en las zonas más deprimidas, pequeños lucios excavados de manera artificial en la zona Norte (proyecto de restauración de la finca de Caracoles), y de sacatierras o pequeñas charcas que quedaron tras utilizar el material de relleno de la *Montaña del Río* (Ramos 2002, Clemente *et al.* 2004, Santamaría *et al.* 2006) (Fig. 3).

Doñana se caracteriza por un clima Mediterráneo suavizado por su influencia atlántica. La temperatura media anual se sitúa entre 16 °C y 19 °C, con veranos calurosos en los que las temperaturas medias máximas no suelen superar los 25 °C (mayormente en julio y agosto), aunque las máximas pueden aproximarse a los 35

°C-40 °C. Por el contrario, los inviernos son suaves y las mínimas medias no descienden de los 10 °C (diciembre y enero). Las lluvias son muy variables, de manera que hay años muy secos (252,4 mm en 1994, el año menos lluvioso de los últimos 35 años) y otros muy húmedos (1032,3 mm en 1995, el año más lluvioso de los últimos 35 años). En periodos largos, la precipitación anual media es de 537 mm (Siljeström *et al.* 2002).

Los tipos de vegetación más comunes están muy condicionados por determinados aspectos de la hidrodinámica de la marisma (García-Novo y Marín-Cabrera 2006). En la zona Norte predomina el agua dulce y los periodos de encharcamiento son dilatados. En ella domina una vegetación helófito con especies de los géneros *Scirpus* y *Juncus*. En la parte sur de la marisma, con una considerable acumulación de sales en el sustrato, la vegetación predominante está compuesta por las *Quenopodiáceas* (principalmente especies del género *Arthrocnemum*) (Rivas-Martínez *et al.* 1980, Cobo *et al.* 2002). A su vez, los macrófitos acuáticos más abundantes son de carácter estacional, entre ellos podemos destacar *Ruppia drepanensis*, *Chara gallioide* y *Ranunculus peltatus* (Espinar *et al.* 2002).

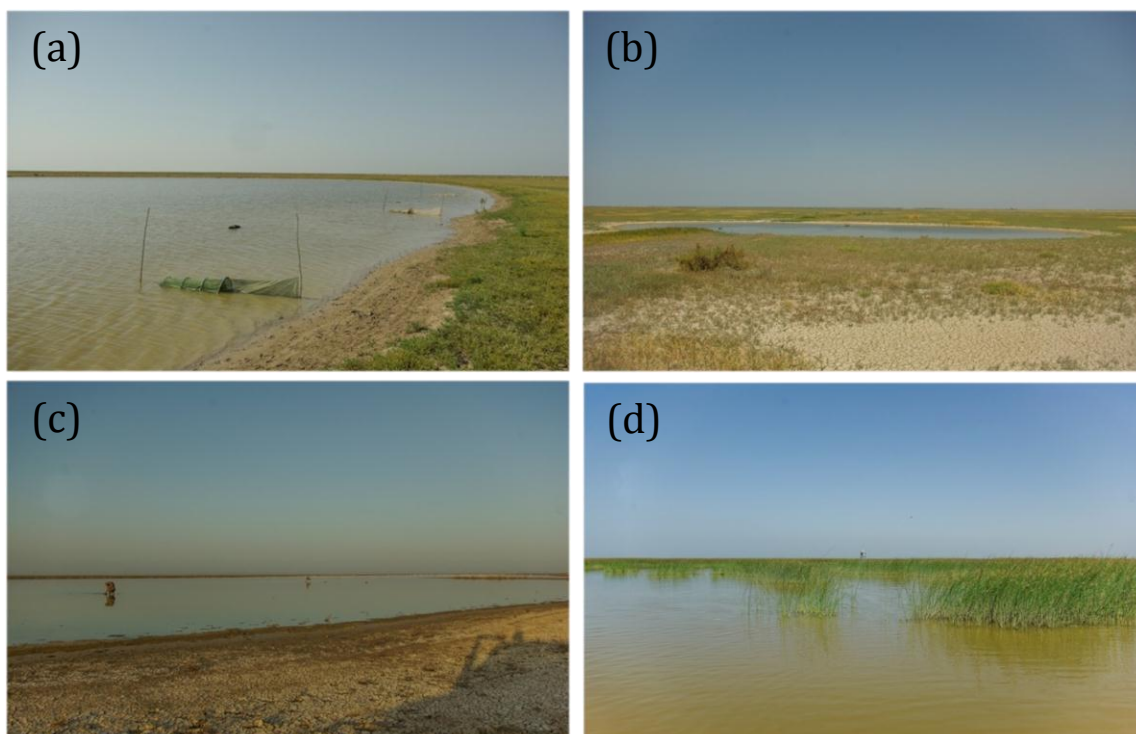


Figura 3. Imágenes de las charcas muestreadas. Las imágenes (a) y (b) corresponden con lucios excavados artificialmente en la finca de Caracoles, la imagen (c) es un sacatierras, y la imagen (d) es parte de un lucio.

Metodología de muestreo

Con la intención de estudiar la posible existencia de relaciones entre el hábitat de las charcas y la comunidad de peces presente, se optó por realizar los muestreos en la estación estival (junio 2011). En función de la dinámica temporal de inundación de la marisma (Fig. 1), en este momento las charcas se encuentran escasamente conectadas de manera que los peces muestran una movilidad inter-charca reducida. En consecuencia, se plantea el supuesto de que en este periodo las poblaciones detectadas son producto de la selección de hábitat por parte de sus individuos.

En total se prospectaron 26 charcas en la zona conocida como Marisma Oriental dentro de la marisma de Doñana, que en su totalidad reflejan la variación de hábitat presente en el área de estudio (Fig. 3; Fig. 4). Para la captura de los peces se utilizaron nasas con distintos tamaños de luz de malla (0,1 cm; 0,5 cm y 1 cm) y trampas tipo *minnow-traps* (Harrison *et al.* 1986). Estos métodos se han estimado como óptimos para la captura de peces en sistemas lénticos de carácter somero (Clavero *et al.* 2006) y de forma más específica en el contexto de otros estudios en charcas de marismas (West y Zedler 2000). La unidad de muestreo consistió en un lote de 3 nasas (una de cada luz de malla) y 2 *minnow-traps*. Dependiendo del área superficial y estructura de cada charca, se colocaron entre 1 y 3 lotes por charca con un tiempo de pesca aproximado de 12 h. Además, los lotes de redes fueron dispuestos de manera que registrasen la heterogeneidad ambiental dentro de cada charca.

Los peces capturados fueron determinados, y se obtuvo el número de individuos y biomasa total para cada especie. En caso de duda en su identificación, los individuos fueron sacrificados con una sobredosis de aceite de clavo, conservados en formaldehído (4%) y transportados al laboratorio para ser determinados. Todos los individuos se identificaron a nivel de especie excepto *Carassius* sp., ya que según Ribeiro *et al.* (datos no publicados) existen dos especies crípticas dentro del área de estudio de difícil determinación. Los ejemplares nativos fueron devueltos al medio con una mortalidad total a lo largo del estudio inferior al 5% de las capturas. La abundancia y la biomasa fueron estandarizadas a capturas por unidad de esfuerzo (CPUE) y biomasa por unidad de esfuerzo (BPUE) en función del número de lotes y del tiempo de pesca. En el presente trabajo, las CPUEs corresponden con el número de individuos capturados (g en el caso de las

BPUEs) en cada lote de trampas (3 nasas y 2 *minnow-traps*) durante 24 horas de pesca ($CPUE = n/\text{lote de trampas}/24 \text{ h}$). Asumiendo que la probabilidad de captura de los individuos es constante, las medidas por unidad de esfuerzo son un buen indicador de cambios relativos en el tamaño de una población de peces cuando no es posible conocer la densidad absoluta de la misma (Lucas y Baras 2000).

Cada una de las charcas de muestreo se caracterizó mediante la medida de parámetros físico-químicos y la valoración de variables ambientales relativas a la estructura del hábitat e indicadores relacionados con su conectividad a otras charcas o posibles fuentes de colonización de especies (Tabla 1). Las variables conductividad (mS/cm), profundidad (cm) y recubrimiento o cobertura vegetal (%) fueron evaluadas *in situ*. Se tomaron entre 3 y 5 registros de conductividad por charca mediante el uso de un conductímetro (*Crison*® *CM 35+*) y se estimó la media para cada charca, siendo el valor máximo observado de 25,55 mS/cm y el mínimo de 0,43 mS/cm (Tabla 1). La profundidad se midió en transectos abarcando la totalidad de la superficie, y se estimó el valor medio para cada charca. En cada uno de los puntos de medida de la profundidad se determinó el porcentaje de recubrimiento vegetal en un diámetro aproximado de 5 m mediante una estima visual, calculándose la media para cada charca. El conjunto de charcas estudiadas presentó una profundidad escasa que varió entre 45 y 10 cm y una cobertura de vegetación que abarcó desde la ausencia total hasta el 50% de la superficie de la charca (Tabla 1). Además, la totalidad de charcas de estudio mostraron la presencia de sustratos homogéneos compuestos por arenas, limos y arcillas típicos de la marisma (Maldonado *et al.* 1999, Rodríguez-Ramírez *et al.* 2014). El área inundada en el momento del muestreo en cada charca fue medida a través de ArcGIS® 9.3 utilizando como base el mapa digital de elevaciones del terreno y la información de la profundidad media de la charca tomada *in situ*. El área superficial de las charcas de estudio varió entre 656,02 ha y 0,04 ha (Tabla 1).

Con la intención de cuantificar el grado de conectividad con otras charcas y sistemas acuáticos, se utilizó una variable espacial consistente en el número de charcas presentes en un radio de 1000 m respecto a la charca de muestreo (ArcGIS® 9.3). También se estableció la latitud estandarizada a la zona de estudio como indicador de la cercanía de cada charca a la zona de la marisma con mayor influencia mareal (*marisma externa*) o de la cercanía a los arroyos que desembocan en la parte Norte, ya que ambas zonas podrían funcionar como una fuente de colonización de especies. La latitud estandarizada a la zona de estudio consistió en

los valores del eje 1 de una escala multidimensional no métrica (nMDS) obtenida de la ordenación de las coordenadas de las charcas. Los valores obtenidos para cada charca indican lejanía (positivos) o cercanía (negativos) a la zona de la marisma con mayor influencia marina (*marisma externa*) y viceversa con respecto a los arroyos de la parte Norte de la marisma (Tabla 1).

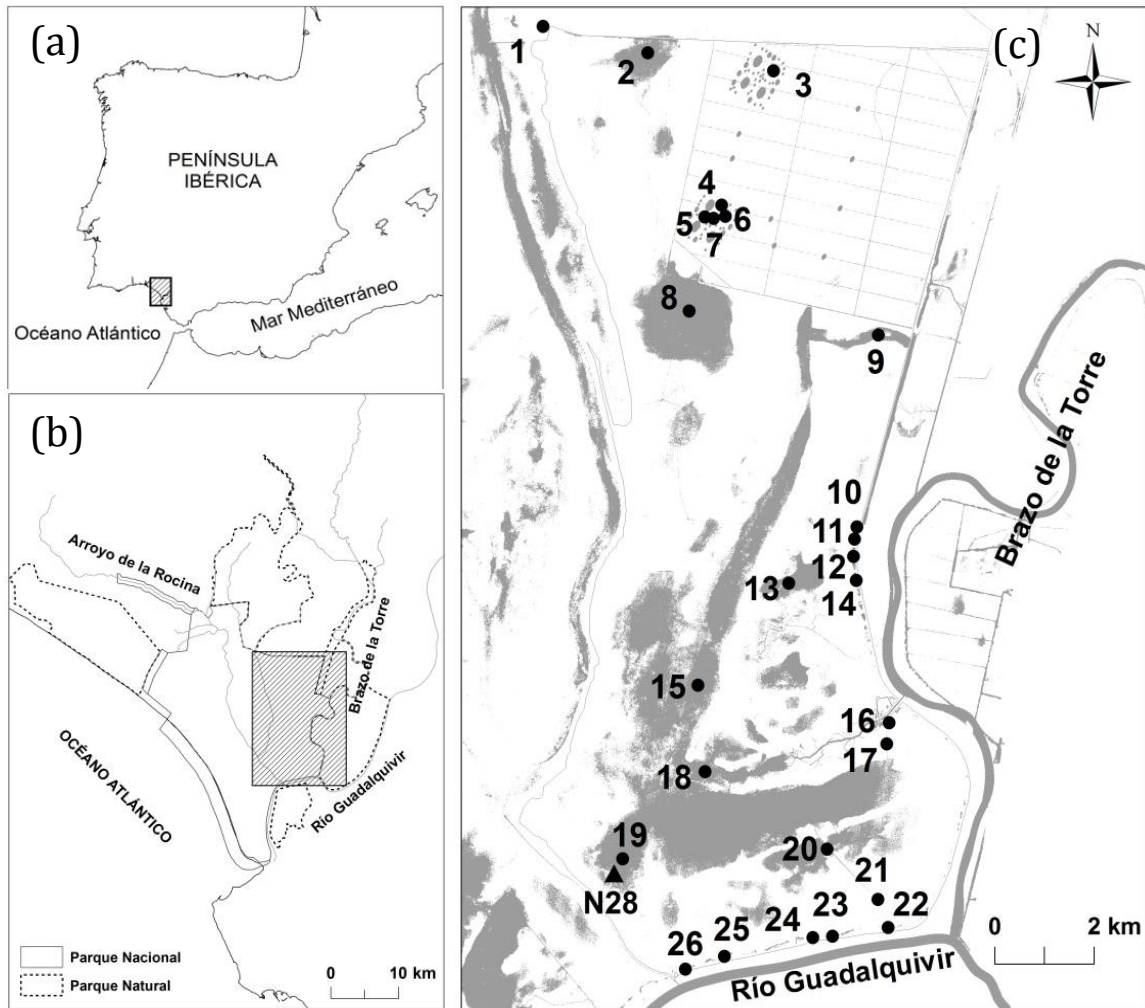


Figura 4. Localización de la marisma del Espacio Natural de Doñana en la Península Ibérica (a), de la Marisma Oriental dentro del Espacio Natural de Doñana (b) y de las localidades de muestreo y el punto de referencia limnológico N28 (Lucio del Rey) en la Marisma Oriental (c). La zona sombreada en gris corresponde a los puntos con altitud menor de 1,23 cm según el mapa digital de elevaciones del terreno, inundada durante el momento de los muestreos.

Charca	Conductividad (mS/cm)	Profundidad media (cm)	Cobertura Vegetal (%)	Área (ha)	Latitud estandarizada*	Número de charcas en un radio de 1000 m
1	0,43	38,00	40	4,98	1,47	1
2	11,58	21,00	0	10,31	1,42	1
3	11,15	25,33	0	2,99	1,32	1
4	11,19	34,67	0	0,74	1,12	4
5	12,11	21,33	0	0,18	1,11	4
6	17,64	16,00	40	2,99	1,10	4
7	11,43	15,00	0	35,83	1,10	1
8	8,32	20,67	0	204,20	0,93	1
9	18,87	10,00	0	17,71	0,69	1
10	17,49	21,67	0	0,86	0,08	4
11	16,48	21,33	0	0,63	0,04	4
12	13,55	27,33	0	0,74	-0,02	4
13	11,43	32,67	0	0,18	-0,09	4
14	10,95	25,00	0	1,18	-0,10	4
15	5,15	45,00	50	252,42	-0,37	1
16	11,28	25,00	15	0,59	-0,56	2
17	11,31	20,00	25	0,48	-0,60	2
18	5,04	45,00	50	69,85	-0,61	1
19	7,52	26,33	30	656,02	-0,79	1
20	7,00	22,67	25	191,13	-0,89	1
21	8,04	30,00	35	1,79	-1,02	2
22	24,73	20,00	15	0,04	-1,06	2
23	15,50	27,83	15	0,50	-1,06	2
24	13,74	34,17	15	0,55	-1,06	2
25	20,00	23,50	5	1,16	-1,06	1
26	25,55	22,50	5	1,48	-1,08	1

* Obtenido de los valores del eje 1 de la ordenación nMDS de las coordenadas de las charcas.

Análisis de datos

Las variables dependientes descriptoras de la composición y estructura de la comunidad de peces presente en cada charca fueron la presencia-ausencia de especies, abundancia (CPUE) y biomasa (BPUE). Para la realización de los análisis, la abundancia y biomasa fueron transformadas mediante raíz cuadrada.

En primer lugar, para estudiar la posible presencia de un patrón de correlación espacial entre las charcas se analizó la existencia de correlaciones significativas entre las matrices de disimilaridad de las coordenadas geográficas de las charcas y las variables dependientes (presencia-ausencia de especies, abundancia y biomasa) (Clarke y Gorley 2006). Para ello se utilizó la herramienta RELATE disponible en PRIMER (Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research, versión 6.0) (Clarke y Gorley 2006) que se basa en técnicas multivariantes no paramétricas [coeficientes de correlación de rango de Spearman (ρ)]. El valor de significación para los coeficientes fue evaluado por permutaciones aleatorias ($n = 999$). Cuando el valor de ρ se aproxima a 1 las matrices se encuentran correlacionadas, indicando la presencia de un patrón espacial, y por lo tanto se considera necesario incluir variables espaciales con sentido biológico en el análisis para corregir el error asociado a la correlación espacial (Currie 2007). En este trabajo, las variables incluidas fueron el número de charcas en un radio de 1000 m y la latitud estandarizada de la charca.

Se realizó una primera aproximación bivariante entre las variables descriptoras de abundancia y biomasa frente a las variables ambientales mediante análisis de correlación de Spearman. A continuación, se utilizó la herramienta BIO-ENV (*Biota-Environmental*; también disponible en PRIMER) para explorar las relaciones entre la estructura de la comunidad y las variables ambientales/espaciales estudiadas (Clarke y Ainsworth 1993). Este método se basa en correlacionar [correlaciones de rango de Spearman (ρ)] las matrices de variables ambientales/espaciales (distancias euclídeas normalizadas) con las matrices de variables dependientes (distancias de Bray-Curtis). Mediante dicha correlación se establecen las variables con mayor grado de significación en la explicación del patrón de las variables dependientes indicadoras de la estructura de la comunidad biótica (Clarke y Ainsworth 1993, Clarke y Warwick 2001). En este caso, la hipótesis nula es la no existencia de relaciones entre la matriz de

variables dependientes y cualquiera de los posibles subconjuntos de matrices de similitud de las variables ambientales. El coeficiente máximo de correlación obtenido de todas las posibles combinaciones indica la mejor explicación del esquema biológico obtenido en el ordenamiento y clasificación (Clarke y Ainsworth 1993).

Las variables área ($\log 10$) y número de charcas presentes en un radio de 1000 (raíz cuadrada) fueron transformadas de manera previa al análisis. El resto de variables ambientales no fueron transformadas ya que mostraron una distribución normal.

RESULTADOS

En total se capturaron 10 especies pertenecientes a 7 familias. De estas, 5 fueron especies exóticas invasoras para el contexto de la fauna peninsular (Tabla 2). Con la excepción de *Luciobarbus sclateri* (Günther, 1868) y *Mugil cephalus* Linnaeus, 1758, el resto de taxones mostraron una frecuencia de aparición superior al 10% de las localidades de muestreo. En el conjunto de las 26 charcas se capturaron 30483 individuos con una biomasa conjunta de 234,28 kg (12717,79 CPUE y 93247,82 BPUE en términos estandarizados) (Tabla 3). Las especies dominantes en función de su presencia fueron *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758 y *Gambusia holbrooki* Girard, 1859, con una frecuencia de aparición del 96,15% y 84,62%, respectivamente. Las especies más abundantes en términos relativos fueron *C. carpio* (7687,90 CPUE; 60,45%) y *Fundulus heteroclitus* (Linnaeus, 1766) (2534,20 CPUE; 19,93%) que, a su vez, también fueron las que aportaron mayor biomasa, *C. carpio* (79030,64 BPUE; 84,75%) y *F. heteroclitus* (8425,49 BPUE; 9,04%) (Fig. 5). *G. holbrooki* fue la tercera especie dominante en términos de abundancia (Tabla 3).

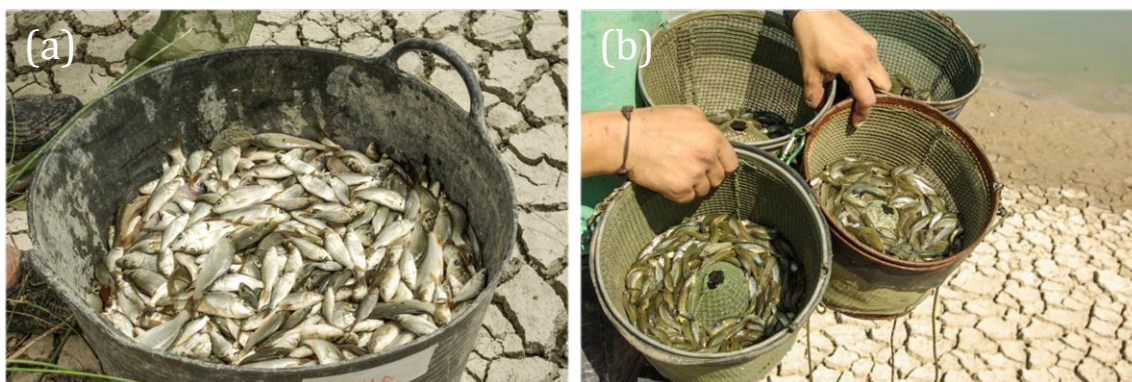


Figura 5. Imágenes de las capturas de *Cyprinus carpio* (a) y *Fundulus heteroclitus* (b).

Tabla 2. Especies capturadas en la Marisma Oriental durante el periodo de estudio, su frecuencia de aparición (F.A), abundancia y biomasa total. CPUE: captura por unidad de esfuerzo; BPUE: biomasa por unidad de esfuerzo; (E) = Exótica.

Familia	Especies	F.A (%)	Abundancia (CPUE)	Biomasa (BPUE)
Anguillidae	<i>Anguilla anguilla</i>	23,08	25,52 (0,20%)	1.582,33 (1,70%)
Atherinidae	<i>Atherina boyeri</i>	61,54	684,93 (5,39%)	513,92 (0,55%)
Centrarchidae	<i>Lepomis gibbosus</i> (E)	34,62	65,35 (0,51%)	78,64 (0,08%)
Cyprinidae	<i>Carassius</i> sp. (E)	23,08	45,85 (0,36%)	1.711,39 (1,84%)
	<i>Cyprinus carpio</i> (E)	96,15	7.687,90 (60,45%)	79.030,64 (84,75%)
	<i>Luciobarbus sclateri</i>	3,85	4,00 (0,03%)	6,27 (0,01%)
Fundulidae	<i>Fundulus heteroclitus</i> (E)	69,23	2.534,20 (19,93%)	8.425,49 (9,04%)
Mugilidae	<i>Chelon labrosus</i>	11,54	21,45 (0,17%)	416,96 (0,45%)
	<i>Mugil cephalus</i>	3,85	1,85 (0,01%)	889,20 (0,95%)
Poeciliidae	<i>Gambusia holbrooki</i> (E)	84,62	1.646,74 (12,95%)	592,98 (0,64%)

El resultado del test RELATE mostró una correlación espacial significativa entre las charcas en función de las variables descriptoras de la comunidad estudiada: presencia-ausencia ($\rho = 0,30$; $p = 0,001$), abundancia ($\rho = 0,45$; $p < 0,001$) y biomasa ($\rho = 0,25$; $p = 0,001$). Estos resultados justificaron la inclusión de las variables espaciales número de charcas en un radio de 1000 m y latitud estandarizada para corregir dicha correlación.

El análisis de correlación bivalente mostró una relación significativa entre el aumento de la biomasa total (significativamente condicionada por el incremento de abundancia y biomasa de la especie dominante, *Cyprinus carpio*) y la disminución de la conductividad presente en las charcas ($\rho = -0,51$; $p < 0,01$) (Tabla 4). Acorde con la limnología de los sistemas de estudio, las charcas con menor conductividad corresponden con las que presentan mayor profundidad ($\rho = -0,54$; $p < 0,01$) y mayor área superficial ($\rho = -0,52$; $p < 0,01$). Por otro lado, tanto la cobertura vegetal ($\rho = 0,46$; $p < 0,05$) como la cercanía a la zona de intercambio mareal (latitud estandarizada; $\rho = -0,59$; $p < 0,01$) mostraron relaciones significativas con la abundancia total (en este caso significativamente condicionada por el incremento de abundancia y biomasa de las tres especies dominantes, *C. carpio*, *F. heteroclitus* y *G. holbrooki*). Además las charcas con mayor cobertura vegetal predominaron conforme nos aproximamos a la zona de máxima influencia marina ($\rho = -0,43$; $p < 0,05$).

En función de los resultados obtenidos mediante el análisis BIO-ENV (Tabla 5), la composición de especies de las charcas (presencia-ausencia como variable dependiente) mostró una correlación significativa máxima con la matriz que

incluía las variables número de charcas en un radio de 1000 m, latitud estandarizada y cobertura vegetal (0,446 de correlación de rango de Spearman). Para el caso del patrón en la estructura de la comunidad en función de los datos de abundancia, el modelo más robusto también incluyó las mismas variables aunque en un orden diferente: latitud estandarizada, número de charcas en un radio de 1000 m y cobertura vegetal (0,462 de correlación de rango de Spearman). Finalmente, para explicar la variación de la estructura en biomasa, las variables más correlacionadas fueron la latitud estandarizada, junto con la cobertura vegetal y el tamaño de la charca en función de su área (0,304 de correlación de rango de Spearman). Aunque los índices de correlación obtenidos para los tres modelos de asociación entre las variables dependientes descriptoras de la composición y estructura de la comunidad frente a las variables ambientales no son muy elevados, son notablemente consistentes a la hora de explicar la robustez en dicha asociación.

Tabla 3. Abundancia (CPUE) y biomasa (BPUE) medias por charca de las especies dominantes durante el período de estudio.

Charca	Cyprinus carpio			Gambusia holbrooki			Fundulus heteroclitus		
	Abundancia (CPUE)	Biomasa (BPUE)	Abundancia (CPUE)	Abundancia (CPUE)	Biomasa (BPUE)	Abundancia (CPUE)	Biomasa (BPUE)		
1	1,14	210,17	9,71	0,16	-	-	-		
2	60,90	2112,46	1,94	3,64	-	-	-		
3	71,13	18,18	3,37	0,27	-	-	-		
4	52,80	734,61	-	-	-	-	-		
5	2,70	95,73	-	-	-	-	-		
6	1,14	0,19	-	-	-	-	-		
7	39,62	1088,91	-	-	-	-	-		
8	130,05	2343,18	2,05	0,74	0,41	2,75	2,75		
9	26,67	46,67	4,67	4,81	0,11	0,22	0,22		
10	0,57	3,09	104,00	19,54	0,57	0,86	0,86		
11	-	-	6,13	0,61	46,98	88,24	88,24		
12	374,52	1380,92	78,81	57,19	2,96	8,77	8,77		
13	85,33	1102,40	52,00	18,93	49,33	178,00	178,00		
14	2,51	53,52	3,40	1,53	2,94	11,82	11,82		
15	249,52	808,42	24,00	9,52	1,14	2,32	2,32		
16	22,80	158,36	165,60	50,08	13,60	45,64	45,64		
17	55,20	365,36	168,00	74,80	79,60	268,20	268,20		
18	1197,33	15566,13	8,00	3,73	-	-	-		
19	5214,67	52083,79	9,44	8,65	116,22	136,81	136,81		
20	23,23	212,75	116,65	19,35	455,74	2514,12	2514,12		
21	57,14	366,57	233,14	109,89	370,86	2006,46	2006,46		
22	1,08	3,93	267,35	53,44	83,92	192,00	192,00		
23	13,22	160,56	270,86	143,02	1012,41	2731,30	2731,30		
24	0,42	2,71	45,08	0,19	214,54	5,72	5,72		
25	1,26	8,34	44,21	11,49	75,79	186,69	186,69		
26	2,95	103,68	28,33	1,40	7,08	45,57	45,57		

Tabla 4. Coeficientes de correlación de Spearman de las variables ambientales con la abundancia y la biomasa total de las especies dominantes.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Abundancia Total (1)													
Biomasa Total (2)	0,71**												
Abundancia <i>C. carpio</i> (3)	0,50**	0,71**											
Abundancia <i>G. holbrooki</i> (4)	0'65**	0,24	-0,10										
Abundancia <i>F. heteroclitus</i> (5)	0,62**	0,26	-0,12	0,81**									
Biomasa <i>C. carpio</i> (6)	0,46*	0,85**	0,87**	-0,08	-0,10								
Biomasa <i>G. holbrooki</i> (7)	0,72**	0,42*	0,20	0,88**	0,69**	0,15							
Biomasa <i>F. heteroclitus</i> (8)	0,56**	0,31	-0,07	0,80**	0,95**	-0,05	0,76**						
Conductividad (9)	-0,32	-0,50**	-0,55**	0,09	0,12	-0,61**	0,04	0,13					
Profundidad (10)	0,30	0,28	0,21	0,02	-0,05	0,29	-0,10	-0,18	-0,54**				
Cobertura vegetal (11)	0,46*	0,27	0,07	0,37	0,28	0,10	0,23	0,22	-0,37	0,37			
Área (12)	0,21	0,33	0,54**	-0,20	-0,13	0,45*	-0,04	-0,12	-0,52**	0,04	0,26		
Latitud ¹ (13)	-0,59**	-0,21	0,10	-0,71**	-0,83**	0,10	-0,58**	-0,78**	-0,21	-0,09	-0,43*	0,12	
Charcas ²	-0,33	-0,36	-0,42*	-0,11	-0,09	-0,36	-0,14	-0,10	0,30	0,01	-0,30	-0,70**	0,17

¹ Latitud: Latitud estandarizada; ² Charcas: Número de charcas en un radio de 1000 m; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$

Tabla 5. Resultados del análisis BIO-ENV de las charcas temporales de la marisma de Doñana. Las variables marcadas en negrita indican la combinación de variables ambientales/espaciales que muestran el mejor coeficiente de correlación con la presencia-ausencia de especies, abundancia y biomasa de las especies.

Presencia-Ausencia		
Nº de variables	Variable	Correlación de Spearman (ρ)
1	Charcas	0,314
2	Charcas, Lati	0,406
3	Charcas, Lati, Vegeta	0,446
4	Charcas, Lati, Vegeta, Profun	0,433
5	Charcas, Lati, Vegeta, Profun, Área	0,377
6	Charcas, Lati, Vegeta, Profun, Área, Conduc	0,308
Abundancia		
Nº de variables	Variable	Correlación de Spearman (ρ)
1	Lati	0,419
2	Lati, Charcas	0,448
3	Lati, Charcas, Vegeta	0,462
4	Lati, Charcas, Vegeta, Área	0,452
5	Lati, Charcas, Vegeta, Área, Profun	0,412
6	Lati, Charcas, Vegeta, Área, Profun, Conduc	0,369
Biomasa		
Nº de variables	Variable	Correlación de Spearman (ρ)
1	Lati	0,208
2	Lati, Vegeta	0,283
3	Lati, Vegeta, Área	0,304
4	Lati, Vegeta, Área, Profun	0,300
5	Lati, Vegeta, Área, Profun, Charcas	0,285
6	Lati, Vegeta, Área, Profun, Charcas, Conduc	0,257

Abreviaturas de las variables: Charcas: número de charcas en un radio de 1000 m; Lati: latitud estandarizada; Vegeta: cobertura vegetal; Profun: profundidad; Área: área superficial de la charca; Conduc: conductividad.

DISCUSIÓN

La composición y distribución espacial de la comunidad de peces de las charcas presentes en llanuras de inundación fluvial o en marismas con influencia mareal está condicionada por múltiples factores ambientales que pueden actuar tanto a escala local como regional (Suárez *et al.* 2001, Selleslagh y Amara 2008, Green *et al.* 2012, Tondato *et al.* 2013, Kang y King 2013). Entre estos factores, los aspectos relativos al régimen de inundación y conectividad suelen ser de gran importancia (Green *et al.* 2012, Kang y King 2013), así como otros factores bióticos relacionados con fenómenos de competencia y predación (Rodríguez y Lewis 1994, Suárez *et al.* 2001) o con los ciclos biológicos de las especies (Elliott *et al.* 2007).

A pesar del elevado estrés ambiental característico del tipo de cuerpo de agua prospectado, en este estudio se capturaron el 40% de las especies con presencia histórica en la zona de la marisma de Doñana (Fernández-Delgado *et al.* 2000) (ver Capítulo 1). A su vez, el 50% fueron especies exóticas invasoras para la fauna peninsular (Doadrio 2002), siendo éstas las que en términos de frecuencia de aparición, abundancia y biomasa se mostraron como dominantes en la comunidad. Al igual que en estudios anteriores (Capítulo 3), las especies exóticas dominantes fueron *C. carpio*, *F. heteroclitus* y *G. holbrooki*. Entre estas, *C. carpio* ha presentado una dominancia histórica en la marisma (corroborado con los datos de este estudio: presencia en el 96,15% de las charcas; 60,45% de la abundancia total y 84,75% de la biomasa total), probablemente favorecida por el estancamiento de las aguas característico de la marisma que supone un hábitat óptimo para su proliferación (Fernández-Delgado 1990). El impacto que estas tres especies ejercen directa o indirectamente sobre especies nativas está notablemente confirmado (Gutiérrez-Estrada *et al.* 1998, Caiola y De Sostoa 2005, Weber y Brown 2009, Ruiz-Navarro *et al.* 2013). Por otro lado, en función de la comunidad de peces detectada, el sector de marisma prospectado (Marisma Oriental) podría clasificarse como intermedio entre la zona de *marisma interna* y *marisma externa* (*sensu* Capítulo 3).

La dinámica temporal de las charcas reduce la probabilidad de aparición de diversas especies debido principalmente al estrés ambiental derivado del proceso de desecación. Esta dinámica impone importantes constricciones al desarrollo poblacional y tipo de estrategia de vida de las especies que las habitan (Schulte 2014), por lo tanto muchas especies son incapaces de habitar estos medios. A pesar de las limitaciones mencionadas, las charcas temporales de la marisma de Doñana es un hábitat potencial para varias de las especies nativas adaptadas a este tipo de ambientes. Así, las catádmomas y/o marinas migrantes presentes en el entorno como *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758), *Atherina boyeri* Risso, 1810, *Aphanius baeticus* Doadrio, Carmona & Fernández-Delgado, 2002, góbidos - principalmente especies de los géneros *Pomatoschistus* y *Gobius*- y mugílidos - principalmente del género *Liza* y otros como *Mugil cephalus* Linnaeus, 1758 y *Chelon labrosus* (Risso, 1827)- podrían habitar en estas charcas (Fernández-Delgado *et al.* 2000; ver Capítulo 3). No obstante, en el presente estudio hemos detectado la ausencia de muchas de ellas y, únicamente, *A. anguilla* y *A. boyeri* han mostrado una frecuencia de aparición, abundancia y biomasa apreciables. Sin embargo, las especies dominantes en las charcas temporales han sido especies

exóticas alto potencial invasor, cuyo éxito está relacionado con su alta plasticidad fenotípica (Ribeiro *et al.* 2008) y su carácter generalista en cuanto a su tolerancia ante factores ambientales, estrategia reproductiva y alimentación (Fernández-Delgado 1989a, 1989b, 1990, Kottelat y Freyhof 2007). Cabe resaltar la ausencia de *A. baeticus*, especie con un nivel elevado de amenaza que podría medrar en estos ambientes (Alcaraz *et al.* 2008) y que es probable que se encuentre desplazada debido a la competencia directa tanto con *G. holbrooki* como con *F. heteroclitus* (Gutiérrez-Estrada *et al.* 1998, Caiola y De Sostoa 2005, Ruiz-Navarro *et al.* 2013).

En este trabajo se han utilizado métodos multivariantes no paramétricos para el estudio de las relaciones de la estructura de la comunidad con las variables del hábitat (BIO-ENV). A pesar de que esta metodología está siendo muy popular en la literatura científica (Schonberg *et al.* 2014, Sukumaran *et al.* 2014), este método debe entenderse como exploratorio en una fase previa a un estudio de hábitat más profundo (Clarke y Ainsworth 1993). En este sentido, la selección de variables aquí propuestas debe considerarse como prioritaria en diseños de futuros estudios de relaciones de la comunidad de peces con el hábitat. La autocorrelación espacial detectada en la presencia-ausencia, abundancia y biomasa de los taxa que conformaron la comunidad presente en las charcas de estudio nos indicó la presencia de un patrón en composición y estructura relacionado con su localización en el contexto de la marisma. Para incluir este efecto en el análisis multivariante se incluyeron variables espaciales de las charcas que podrían tener relación con la estructura de la comunidad y que, en el contexto de este estudio, pueden mostrar una alta relación con las posibles fuentes de colonización de peces hacia las charcas. Algunos estudios han mostrado que, además de factores locales tanto abióticos como bióticos, existen factores regionales o de paisaje importantes y que pueden influir en gran medida en la comunidad de peces de estos sistemas (Magoulick 2000, Baber *et al.* 2002, Lasne *et al.* 2007). Entre los factores estudiados, la conectividad ha sido el más recurrente e influyente a la hora de aportar diferencias entre charcas (Baber *et al.* 2002, Lasne *et al.* 2007, Kang y King 2013).

Las variables latitud estandarizada, número de charcas en un radio de 1000 m y cobertura vegetal son las variables descriptoras del hábitat de las charcas que mejor explican el patrón de variación presente en la comunidad de peces. En el caso de la estructura en biomasa, el área de la charca muestra también una alta correlación. Las variables espaciales se consideran indicadoras de la conectividad

de las charcas, ya que el número de charcas en un radio de 1000 m indicaría la cercanía de otras charcas que podrían actuar como fuente de individuos. Por otro lado, la latitud estandarizada indica la cercanía de las charcas a la zona de caños intermareales de la *marisma externa* o a la zona de *arroyos* que confluyen en la marisma por su parte Norte. A pesar de que los caños intermareales se encuentran parcialmente bloqueados con compuertas y los arroyos que confluyen en la marisma son intermitentes durante la época estival (Bayán-Jardín 2006, Fernández-Delgado 2005), la influencia estos cuerpos de agua se muestra como un factor importante a la hora de explicar la estructura de la comunidad de peces presente en las charcas temporales. Además, en otros trabajos ya se apunta a la diferenciación entre las comunidades de peces presentes en la marisma en función del gradiente de salinidad y de las zonas presentes en la marisma (ver Capítulo 3).

Por otro lado, Rodríguez y Lewis (1997) no encontraron relación entre la comunidad de peces y la distancia entre charcas, así como en otros trabajos tampoco se detectó una correlación espacial o patrón de relación entre la localización de las charcas y la comunidad de peces (Tejerina-Garro *et al.* 1998, Tondato *et al.* 2013). No obstante, algunos autores concluyen sobre la importancia explicativa que tiene la composición de especies durante las fases de conexión de las charcas (Suárez *et al.* 2001). De esta manera, los datos aportados en este estudio apuntan a una mayor importancia de la localización y conectividad de las charcas a la hora de explicar la composición y estructura de su comunidad de peces. Esta asociación podría sugerir que los individuos no se distribuyen de manera acorde a sus preferencias de nicho ecológico, sino que muestran un patrón de distribución aleatorio escasamente relacionado con las características del meso o microhábitat de las charcas. Es decir, la comunidad de peces podría estar estructurada más por factores relacionados con la demografía de sus especies (muchas incluyen procesos de explosión demográfica en su estrategia de vida) y las vías de colonización predominantes así como por la capacidad de dispersión de sus individuos (Gaston y Chown 2005).

Los resultados de este estudio también incluyen la cobertura de vegetación entre las variables que mejor explican la estructura de la comunidad. Siendo ésta una variable típica descriptiva del meso y microhábitat de las charcas, en la marisma de Doñana hemos observado cierta relación entre la cobertura vegetal de las charcas y su proximidad a la zona de mayor influencia marina ($\rho = -0,43$; Tabla 4). Es decir, la propia cobertura vegetal está influenciada también por la cercanía

de cada charca a una vía potencial de colonización. No obstante, son varios los estudios que relacionan de forma significativa la cobertura vegetal con la estructura de la comunidad de peces presente (Pazin *et al.* 2006, Escalera-Vázquez y Zambrano 2010, Kang y King 2013, entre otros). Además, varios autores que han estudiado la influencia de las interacciones bióticas en la estructura de la comunidad de peces destacan la influencia de la depredación y la competencia por los recursos como factores explicativos (Rozas y Odum 1988, Rodríguez y Lewis 1994, Suárez *et al.* 2001, De Meester *et al.* 2005). En la marisma de Doñana podría resultar de especial importancia la presión por depredación ejercida por aves ictiófagas debido a las altas densidades que éstas muestran en la zona (Martí y Del Moral 2003). De esta manera, la importancia de la cobertura vegetal como variable explicativa podría estar relacionada con su importante función de refugio ante depredadores (Weber y Brown 2012). Además, la cobertura también aumenta notablemente la disponibilidad de recursos tróficos (Whitley y Bollens 2014) y puede facilitar la reproducción en el interior de las charcas de dos de las especies dominantes, *C. carpio* y *F. heteroclitus* (Fernández-Delgado 1989a, Fernández-Delgado 1990).

La profundidad es otra de las variables más recurrentes en la literatura a la hora de explicar la comunidad de peces presente en charcas temporales (Capone y Kushland 1991, Magoulick 2000, Suárez *et al.* 2001, Petry *et al.* 2003, Pazin *et al.* 2006, Escalera-Vázquez y Zambrano 2010, Green *et al.* 2012, Tondato *et al.* 2013). Sin embargo, en el presente estudio esta variable no resultó correlacionada con la estructura de la comunidad. No obstante, el área de la charca sí que mostró una correlación significativa con la biomasa, aspecto que probablemente esta condicionado por la correlación bivariante entre esta variable y la biomasa de *C. carpio*. En su conjunto, el predominio de los estados juveniles de *C. carpio* en las capturas es algo que se ha podido constatar en este estudio (92,48% de las capturas). En este contexto, la captura mayoritaria de individuos adultos de *C. carpio* en charcas de mayor tamaño podría ser un indicador de su selección por parte de esta fracción poblacional, aspecto que además podría estar relacionado con la menor conductividad detectada en dichas charcas. No obstante, no podemos concluir sobre los factores por los que se realiza dicha selección (mayor probabilidad de supervivencia ante depredadores, factores ecofisiológicos relacionados con la conductividad, etc.).

A modo de conclusión, las charcas temporales características del proceso de desecación de la Marisma Oriental de Doñana muestran una comunidad de peces dominada por especies exóticas con una elevada plasticidad fenotípica que les permite habitar en las condiciones ambientales extremas que se dan en estos hábitats y que compiten con las especies nativas desplazándolas de sus hábitats. La comunidad de peces mostró un patrón de distribución, abundancia y biomasa relacionado con la localización y conectividad de las charcas. De este modo, la demografía de las especies y las vías de colonización predominantes serían los factores con mayor influencia a la hora de estructurar la comunidad. Si bien, variables descriptoras del meso y microhábitat como la cobertura vegetal y, en menor medida, el área de la charca también resultaron significativas para explicar la composición y estructura de la comunidad de peces. El conocimiento de la composición y estructura de las comunidades de peces típicas de las charcas temporales en el contexto de marismas y su relación con variables ambientales, o bien con otros grupos taxonómicos, puede mostrar la importancia de estos sistemas de carácter temporal en la gestión de la biodiversidad presente en sistemas estuáricos.

CAPÍTULO 5

EFFECTOS DE LA RESTRICCIÓN MAREAL EN LA MARISMA DEL ESPACIO NATURAL DOÑANA: ESTUDIO DEL IMPACTO SOBRE LA COMUNIDAD DE PECES

INTRODUCCIÓN

Las zonas costeras y los estuarios están considerados como ecosistemas de importancia en la provisión de una gran cantidad de bienes y servicios a los seres humanos, tales como la producción de alimentos, protección natural de la línea costera ante tormentas e inundaciones, mantenimiento de la calidad del agua o base para el turismo y otras actividades culturales (UNEP 2006). Este tipo de ecosistemas se encuentran entre los sistemas naturales más utilizados y amenazados a nivel global (Halpern *et al.* 2008, Bromberg-Gedan *et al.* 2009). Además, estos espacios naturales, que cuentan únicamente con el 4% de la superficie de la tierra, albergan más del 40% de la población mundial (UNEP 2006). La consecuencia de esta elevada presencia humana es la alta degradación que presentan. Así, alteraciones como cambios en la composición de especies y el agotamiento de los recursos, entre otras, son pautas comunes que causan graves deterioros en los servicios ecológicos de estos ecosistemas costeros (Worm *et al.* 2006, Barbier *et al.* 2011).

Las estructuras antrópicas, tales como muros o diques y otras como caños de desagüe regulados por compuertas, son alteraciones del hábitat muy frecuentes en marismas que afectan directamente a los procesos ecosistémicos derivados de la influencia mareal (Kennish 2001, Bromberg-Gedan *et al.* 2009). Entre sus efectos más frecuentes destacan la variación en la elevación de la superficie de las marismas (Bryant y Chabreck 1998, Couvillion y Beck 2013), cambios en la calidad del agua y del suelo (Portnoy 1991, Portnoy y Giblin 1997), reemplazamiento de la vegetación (Roman *et al.* 1984, Mora y Burdick 2013) y pérdida de nekton (Harrington y Harrington 1982, Pollard y Hannan 1994, Ritter *et al.* 2008) o

alteración de su reclutamiento estacional (McGovern y Wenner 1990, Boys y Williams 2012). Como resultado a estas alteraciones, las marismas con restricción mareal son consideradas como ecosistemas degradados donde los procesos naturales clave pueden ser limitados a diferentes escalas espaciales y temporales (Nicolas *et al.* 2010).

En el ámbito de los estuarios y marismas costeras, la comunidad de peces se ha mostrado como buen indicador de calidad en una gran cantidad de estudios de impacto ambiental (Whitfield y Elliott 2002). Además, el uso de los grupos funcionales presentes en estas comunidades está empezando a ser una herramienta muy común en la evaluación y predicción de los cambios espaciales y temporales que éstas presentan (Pérez-Domínguez *et al.* 2012). Más allá de la estructura taxonómica y los patrones de abundancia y biomasa, la aproximación funcional integra información sobre el uso que las especies hacen del estuario, los hábitats de cría y alimentación, rutas migratorias y zonas de refugio (Elliott *et al.* 2007, Pérez-Domínguez *et al.* 2012). De esta manera, la alteración en los patrones esperados de grupos funcionales ha sido relacionada con modificaciones en el hábitat e impactos medioambientales (ver revisión en Pérez-Domínguez *et al.* 2012) y muchos autores sugieren que la aproximación funcional provee de una valiosa información en la evaluación del estatus ecológico en estos cuerpos de agua de transición (Lobry *et al.* 2003, Franco *et al.* 2008). Además, el estudio funcional del ecosistema ayuda a completar la carencia de información existente ante el cambio global y la degradación de los hábitats que tradicionalmente han sido estudiados desde el punto de vista taxonómico (Olden 2006).

Probablemente, uno de los principales problemas en la evaluación de impactos ambientales viene derivado de la variación espacial y temporal natural presente en las poblaciones. Para solucionar este inconveniente, los diseños *beyond-BACI* (*Before-After-Control-Impact*) fueron desarrollados para evaluar cambios ambientales relacionados con alteraciones humanas. Estos modelos se basan en la selección de varias localidades de muestreo con el mismo tipo de impacto, así como de varias localidades control que se utilizan como referencia para comparar los datos. Tanto las localidades impactadas como las control han de ser muestreadas de manera frecuente antes y después de que se realice la actividad impactante. Este modelo de estudio de impacto ambiental se considera uno de los análisis más lógicos y robustos a la hora de detectar dichos impactos ambientales (Benedetti-Cecchi 2001). Desde su primer modelo o tipo de diseño ideal propuesto

por Underwood (1991) se han introducido varias modificaciones (Underwood 1992, 1994) que contemplan las diferentes carencias y contratiempos que pueden encontrarse en el medio natural. En todos los casos, los modelos intentan diferenciar los efectos de la variación natural *versus* antropogénica presente en las comunidades a través de análisis de la varianza. Cuando no existe la posibilidad de seleccionar varias localidades impactadas y tampoco existen datos previos al impacto, los diseños *beyond-ACI* basados en análisis asimétricos de la varianza son la única solución factible (Underwood 1994, Wiens y Parker 1995, Glasby 1997, Terlizzi *et al.* 2005).

Concretamente, las comunidades estuáricas y costeras están sometidas a un elevado estrés ambiental que varía a diferentes escalas espaciales y temporales (Maes *et al.* 2004, Nicolas *et al.* 2010), lo que dificulta la cuantificación de los impactos antrópicos – *paradoja de la calidad de los estuarios* según Elliott y Quintino (2007) –. A pesar de esto, los diseños *BACI* han sido comúnmente utilizados para detectar cambios en estas comunidades causados por alteraciones antropogénicas tales como los vertidos de aguas residuales (Chapman *et al.* 1995, Roberts 1996, Archambault *et al.* 2001, Terlizzi *et al.* 2005), centrales eléctricas (Lardicci *et al.* 1999), construcción de marinas (Glasby 1997, Benedetti-Cecchi y Osio 2007) o vertidos de petróleo (Queiroz *et al.* 2006).

El estuario del Guadalquivir es uno de los humedales más grandes de la Península Ibérica y conforma una de las áreas críticas para la conservación de la biodiversidad del suroeste de la Península Ibérica (Fernández-Delgado 2005). En su parte baja se localiza la marisma del Espacio Natural Doñana (marisma de Doñana), que es la parte residual de la gran marisma del Guadalquivir que antaño cubría grandes extensiones en los márgenes de la desembocadura del río Guadalquivir (Bayán-Jardín 2006). Además de sufrir importantes cambios en los usos del suelo y la canalización masiva de sus cuerpos de agua, desde los años 80 los caños intermareales que conectaban la marisma de Doñana con el río Guadalquivir fueron bloqueados con compuertas que frenaban la inundación mareal natural. Además se construyó un muro (conocido como la *Montaña del Río*) que aumentó el grado de aislamiento de la marisma y redujo notablemente el intercambio de agua con el cauce principal del río en la parte baja del estuario. En consecuencia, la dinámica hídrica fue alterada y el resultado presente en la actualidad es el de una marisma con restricción mareal dominada por aguas

estancadas y poco profundas, quedando los procesos estuáricos limitados prácticamente al canal principal del río Guadalquivir (Bayán-Jardín 2006).

Los resultados del Capítulo 3 sugerían signos de degradación en la comunidad de peces relacionados con esta pérdida de conectividad entre las marismas y el cauce principal del río Guadalquivir. En el presente capítulo se estudia el supuesto impacto a largo plazo causado por la restricción mareal en la *marisma externa* del de Doñana, analizando parámetros descriptores de la composición y estructura de la comunidad de peces. Mediante el uso de las mismas estrategias de muestreo y protocolos, se ha usado un diseño *beyond-ACI* para testar la hipótesis nula en la comunidad de peces entre la marisma de Doñana (con restricción mareal) y marismas sin restricción mareal cercanas y localizadas en la misma área biogeográfica. Considerando de manera conjunta la estructura y funcionamiento de la comunidad de peces, los resultados proporcionan información respecto a los efectos de la restricción mareal en las marismas dentro de un contexto Europeo, lo que podría servir de base para futuros planes de gestión e investigaciones.

METODOLOGÍA

Área de estudio, diseño experimental y metodología de muestreo

La zona de estudio está localizada en el sector Norte del Golfo de Cádiz, en la costa suroeste de la Península Ibérica (Océano Atlántico) (Fig. 1). Este sector costero de aproximadamente 145 km de longitud está formado por playas arenosas interrumpidas por la presencia de los estuarios de los ríos Guadiana, Piedras, Tinto-Odiel y Guadalquivir, quedando enmarcado en el sector biogeográfico gaditano-onubense litoral (Junta de Andalucía 2014). El régimen de mareas es considerado mesomareal con un rango medio de 3 m. En general, estos sistemas estuáricos son entornos dominados por la acción mareal y su columna de agua se encuentra bien mezclada en periodos de bajo caudal de agua dulce (Díez-Minguito *et al.* 2012). La morfodinámica dominante en la zona ha conllevado el desarrollo de grandes llanuras litorales bajo barras arenosas que cierran la boca de los estuarios. En estas áreas las zonas intermareales y marismas se extienden varios kilómetros aguas adentro (Rodríguez-Ramírez *et al.* 2008). En el caso de Doñana, tal y como se ha expuesto anteriormente, la dinámica mareal natural ha sido modificada durante las últimas décadas. Los caños intermareales y la parte baja de la marisma fueron bloqueados con compuertas y muros artificiales que han

provocado su aislamiento respecto al estuario del Guadalquivir, originando una marisma con restricción mareal (ver apartado Área de estudio) (Rodríguez-Ramírez *et al.* 2008).

En el presente estudio, se analiza la composición y estructura de la comunidad de peces en la *marisma externa* de Doñana (*marisma impactada*) y de otras tres marismas sin restricción mareal (*marismas control*) localizadas en la zona de estudio (Tinto-Odiel, Piedras y Ayamonte) (Fig. 1). Estas marismas se seleccionaron por presentar características de hábitat similares a la impactada.

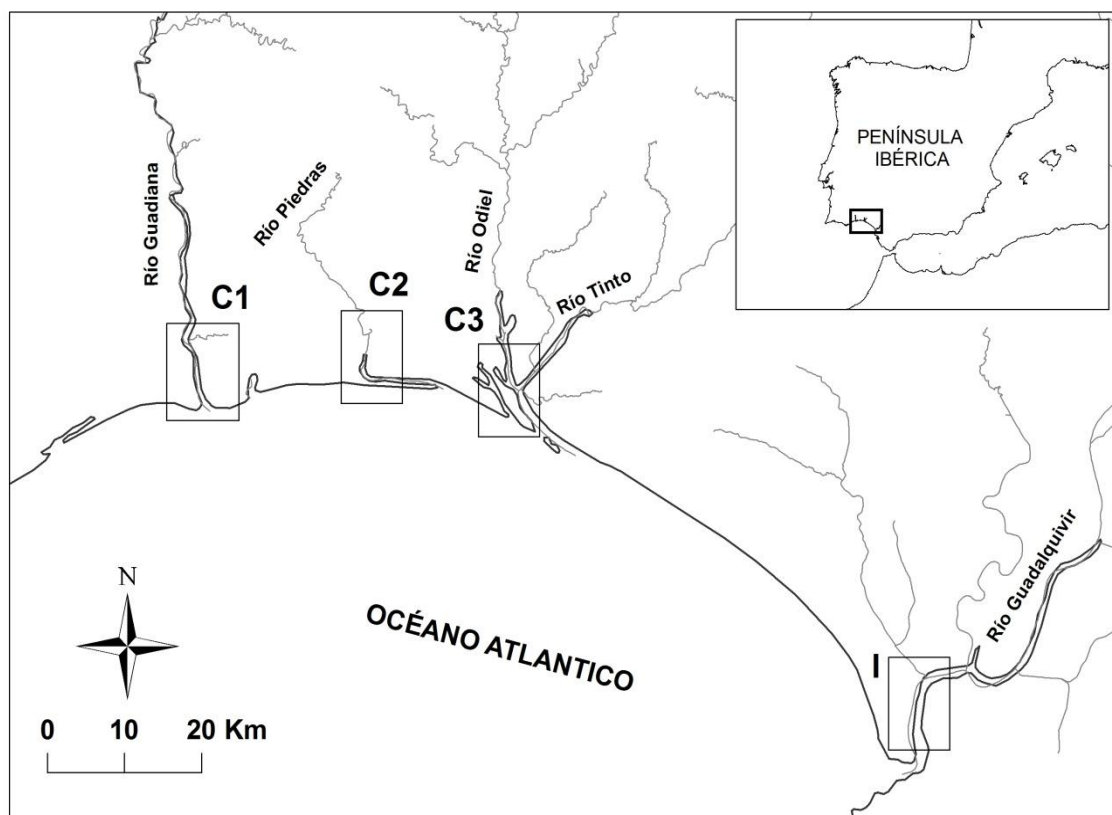


Figura 1. Localización de los estuarios estudiados en el sector Norte del Golfo de Cádiz, suroeste de la Península Ibérica. C1, marismas del Guadiana; C2, marismas del Piedras; C3, marismas del Tinto-Odiel; I, marisma del Espacio Natural de Doñana.

El hábitat de muestreo seleccionado dentro de las marismas objeto de evaluación fue el de los caños intermareales en su zona baja (Fig. 2). Estos caños o canales son relativamente cortos y están caracterizados por un sustrato arenoso-limoso. Sus ramales circulan a través de zonas con una vegetación predominante de *Sarcocornia*, *Arthrocnemum* y *Spartina*. Los canales intermareales de las zonas control fueron seleccionados sobre un conjunto de posibles caños que mostraban similares características a los de la zona impactada pero sin restricción mareal. Los

muestreos fueron llevados a cabo entre junio y septiembre de 2011. Durante este periodo, los estuarios de las cuatro marismas de estudio presentan la mayor similitud de todo el año. Así por ejemplo, los efectos del alto caudal del Guadalquivir y del Guadiana quedan atenuados debido al estío y a las bajas descargas de la presa más cercana situada aguas arriba (Fernández-Delgado *et al.* 2007). De este modo, la intrusión salina en los estuarios del Guadalquivir y del Guadiana durante el estío es la mayor de todo el año y, en estas condiciones de bajo caudal, el estuario del Guadalquivir está dominado por las mareas (Díez-Minguito *et al.* 2012).

El estudio de las diferencias entre la marisma impactada (en adelante *I*) y las tres marismas control (en adelante *Cs*) se realizó mediante un diseño experimental *beyond-ACI* (Underwood 1994, Wiens y Parker 1995, Glasby 1997), basado en comparar mediante un modelo de análisis de la varianza no balanceado la comunidad de peces de *I* respecto a las tres marismas *Cs*. Para ello, se llevaron a cabo cuatro muestreos en cada marisma (6-9 junio, 4-7 julio, 4-7 agosto y 3-6 septiembre de 2011; T1-T4) utilizando el mismo protocolo de muestreo. En cada marisma (= Localidad) se muestrearon tres caños intermareales (= Estación), colocando cuatro réplicas o lotes de nasas en cada caño.

Para reducir los efectos de los sesgos de capturabilidad de peces de pequeño tamaño (Clavero *et al.* 2006, Franco *et al.* 2012) los muestreos se realizaron utilizando lotes (= réplicas) de tres nasas con diferentes tamaños de luz de malla (0,1; 0,5 y 1,0 cm) y dos *minnow-traps* (Harrison *et al.* 1986). Cada lote fue localizado cubriendo un área de 100 m² aproximadamente. Para minimizar los errores relacionados con la variación mareal y las condiciones ambientales entre las localidades, todos los muestreos se realizaron en marea alta con coeficientes mareales similares.

Los peces capturados fueron identificados *in situ*, contados y pesados por especies. En caso de duda en su identificación, los individuos fueron sacrificados con una sobredosis de aceite de clavo, fijados en formaldehído (4%) y transportados al laboratorio para ser determinados. Todos los ejemplares fueron identificados a nivel de especie excepto *Carassius* sp., ya que es posible que en la zona existan dos especies crípticas que únicamente pueden diferenciarse mediante análisis moleculares (Ribeiro *et al.* datos no publicados). A continuación, los taxones fueron clasificados según sus grupos funcionales en cuanto al uso del estuario (*GFUE*),

modo de alimentación (*GFMA*) y modo de reproducción (*GFMR*) (Franco *et al.* 2008). Esta clasificación se realizó utilizando trabajos previos (Arias y Drake 1985, Costa *et al.* 1992, Banarescu y Paepke 2002, Blanco *et al.* 2004, Veiga *et al.* 2006, Elliott *et al.* 2007, Franco *et al.* 2008, Froese y Pauli 2014) y el criterio de expertos (P. Nieto com. pers., P. Drake com. pers., F. Baldó com. pers.). Debido al carácter oportunista y las variaciones ontogénicas de los modos de alimentación de muchas especies, algunas fueron asignadas en diferentes *GFMA*. La abundancia y biomasa de los taxones fue estandarizada a CPUE (CPUE = $n/\text{lote de trampas}/24 \text{ h}$) y BPUE (BPUE = $\text{g}/\text{lote de trampas}/24 \text{ horas}$), respectivamente.

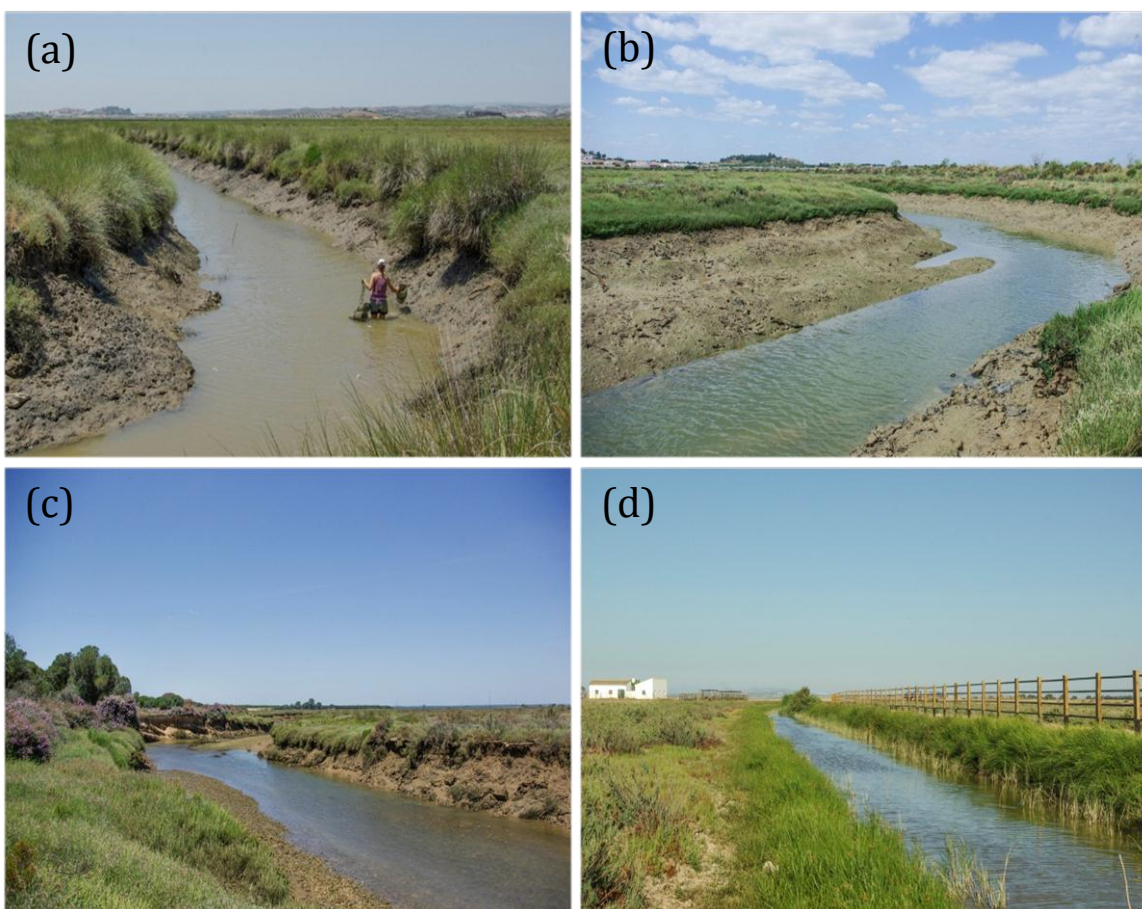


Figura 2. Caños intermareales muestreados: (a) estero de la Nao en la marisma de Ayamonte (C1); (b) arroyo del Fraile en la marisma del Piedras (C2); (c) caño de los Difuntos en la marisma del Odiel (C3); (d) caño de Brenes en la marisma de Doñana (I). Ver también Figura 1.

Análisis multivariante

Para testar las diferencias entre *I* versus *Cs* (*I-vs-Cs*) se llevó a cabo un análisis multivariante de la varianza (PERMANOVA) (Anderson 2001). El modelo se realizó

con tres factores: Tiempo (T, cuatro niveles, aleatorio), Localidad (L, cuatro niveles, aleatorio, cruzado) y Estación (E (L), tres niveles, aleatorio, anidado en L) con 4 réplicas. Se realizó una partición de la varianza del término Localidad: el contraste *I-vs-Cs* y la variabilidad entre *Cs*. La varianza de E (L) fue de la misma manera dividida en E (*I*) y E (*Cs*). Finalmente, la variabilidad residual fue dividida en la variabilidad residual dentro de *I* (Res *I*) y la variabilidad residual dentro de *Cs* (Res *Cs*).

Los denominadores de los términos *F*-ratio fueron identificados de acuerdo a la lógica de los análisis asimétricos descritos por Underwood (1992) y Glasby (1997) (ver también Terlizzi *et al.* 2005). Los test para los términos que implicaban fuentes de variación específicas para *I* o *Cs* fueron contruidos usando el denominador natural para ese término (Terlizzi *et al.* 2005). El análisis fue llevado a cabo en base a la matriz de disimilaridad de Bray-Curtis de los datos no transformados de la abundancia de las especies y biomasa de los grupos funcionales establecidos (192 muestras, 25 especies, 5 variables en *GFUE*, 6 variables en *GFMA* y 6 variables en *GFMR*). Cada término del análisis fue testado mediante 4999 permutaciones aleatorias (Anderson y Ter Braak 2003). Los *P*-valores fueron obtenidos usando una muestra aleatoria de Monte Carlo (Anderson y Robinson 2003). Los resultados fueron interpretados usando un nivel de significación de $\alpha = 0,1$ debido al principio de precaución.

Las diferencias en la estructura de la comunidad entre *I-vs-Cs* fueron representadas en gráficos de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS). Estos gráficos se realizaron con los centroides de la interacción T x *I-vs-Cs* obtenidos con datos no transformados de abundancia de las especies y biomasa de los grupos funcionales (*GFUE*, *GFMA*, *GFMR*), en base a las medidas de disimilaridad de Bray-Curtis (Clarke 1993).

También se realizó un análisis SIMPER (Clarke 1993) en base a datos no transformados para cada tiempo, identificando las especies y los grupos funcionales responsables de la disimilaridad entre las localidades *I* y *Cs*. La contribución media de disimilaridad de cada especie o grupo funcional se calculó mediante el ratio disimilaridad media:desviación estándar. Los valores altos de este ratio significan que las especies o grupos funcionales fueron importantes a la hora de diferenciar entre grupos (en la comparación *I-vs-Cs*).

Todos los análisis multivariantes fueron hechos usando los programas DISTLM (Anderson y Ter Braak 2003; Anderson 2004) y PRIMER 6 (Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research, versión 6.0) (Clarke y Gorley 2006).

Análisis univariante

Con el objetivo de testar las mismas hipótesis de no diferencias entre *I*-vs-*Cs* con datos de riqueza de especies, abundancia total y biomasa total se realizó un Análisis de la Varianza (ANOVA). De forma previa a realizar los análisis, se utilizó la prueba de Cochran para comprobar la heterogeneidad de las varianzas. Los datos fueron transformados ($\ln+1$), y los análisis univariantes fueron realizados con el paquete GAD (Sandrini-Neto y Camargo 2012) disponible para CRAN (R Core Team 2012).

RESULTADOS

Composición y estructura de la comunidad de peces

Durante la totalidad del periodo de estudio se capturaron 25 especies pertenecientes a 15 familias en las cuatro marismas muestreadas. La abundancia total capturada en las cuatro marismas fue de 130792,43 CPUE y la biomasa total fue de 1323317,48 BPUE. La localidad *I* (122883,63 CPUE) mostró valores de abundancia total más altos que C1 (3728,59 CPUE), C2 (2007,00 CPUE) y C3 (2173,21 CPUE). Esto mismo sucedió con la biomasa total, obteniendo 1294775,41 BPUE en *I* mientras que se obtuvieron 17591,34 BPUE en C1; 4154,96 BPUE en C2 y 6795,78 BPUE en C3 (Tabla 1). En contraste, *I* mostró la menor riqueza de especies, además de contar con cuatro especies exóticas, *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758, *Carassius* sp., *Fundulus heteroclitus* (Linnaeus, 1766) y *Gambusia holbrooki* Girard, 1859), que conformaron el 98,39% de la abundancia total y el 93,19% de la biomasa total. Las especies más abundantes en C1 fueron *F. heteroclitus* (31%) y *Pomatoschistus microps* (Krøyer, 1838) (26,65%). Ésta última también fue dominante en C2 (63,89%) y C3 (88,29%). Las especies más abundantes en *I* fueron *G. holbrooki* (34,47%) y *C. carpio* (32,41%).

Atendiendo al uso que hacen los peces del estuario, las especies estuáricas ($n = 11$) y marinas migrantes ($n = 8$) fueron las dominantes. De acuerdo con sus hábitos alimenticios, los omnívoros ($n = 9$) y microbentívoros ($n = 9$) fueron los grupos funcionales mayoritariamente presentes en las capturas, y los grupos funcionales

de especies ovíparas con huevos pelágicos ($n = 7$) y bentónicos ($n = 6$) fueron los dominantes en cuanto al modo reproductivo (Tabla 1). Las especies marinas migrantes representaron un 68,95%, 82,72% y 56,36% de la biomasa de C1, C2 y C3 respectivamente, mientras que la mayoría de biomasa detectada en la marisma de Doñana (*I*) fue atribuida a especies dulceacuícolas (90,09%). La única especie catádroma capturada en el estudio fue *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758), que representó una biomasa total de 21,28%, 13,70% y 3,63% en C1, C2 e *I*, respectivamente. Las especies marinas ocasionales fueron escasas en los Cs y ausentes en *I* (Tabla 1). La biomasa de los GFMA fue heterogénea entre los Cs, pero la localidad *I* presentó un 96,83% de la biomasa perteneciente a las especies omnívoras. Las especies macrobentívoras e hiperbentívoras-piscívoras estuvieron presentes sólo en los Cs (Tabla 1). Por último, en relación a los GFMR, las especies ovíparas con huevos pelágicos fueron el grupo funcional dominante en todos los Cs (88,72% en C1, 69,30% en C2, 48,40% en C3). En contraste, las especies ovíparas con huevos adhesivos fueron el grupo principal en *I* (92,67%) (Tabla 1).

Análisis multivariante

Los análisis multivariantes detectaron una interacción significativa $T \times I$ -vs-Cs (Tablas 2-5), indicando un efecto del impacto de la restricción mareal en la abundancia de las especies y la biomasa de GFUE, GFMA y GFMR. Se realizaron análisis PERMANOVA individuales para cada campaña de muestreo detectándose diferencias significativas *I*-vs-Cs en todos los casos. La interacción significativa $T \times E$ (Cs) y $T \times E$ (*I*) en la mayoría de los análisis indicó una alta variabilidad espacial y temporal a escala de estación tanto en Cs como en *I*. Además, la variación residual en *I* fue menor que en Cs para todos los grupos investigados, lo que sugiere una mayor homogeneidad de la comunidad a pequeña escala en *I* (Tablas 2-5). La ordenación nMDS mostró una clara separación de los centroides *I*-vs-Cs en todas las campañas de muestreo, tanto en el estudio de la abundancia de las especies como en la biomasa de los grupos funcionales (Fig. 3). Los datos de *I* mostraron mayor variabilidad temporal que los Cs en todos los gráficos estudiados, aspecto que puede ser relacionado con una menor estabilidad en el ecosistema.

El análisis SIMPER basado en la abundancia de las especies (Tabla 6) mostró que *C. carpio* fue una especie importante a la hora de diferenciar entre *I* y Cs en la mayoría de las campañas de muestreo, especialmente en T1 (junio) y T3 (agosto). *Carassius* sp. también fue una especie importante, especialmente en T2 (julio).

Además, *G. holbrooki* fue la especie más importante a la hora de proveer diferencias entre *I* y *Cs* en T3 (agosto), mientras que *F. heteroclitus* lo fue en T4 (septiembre). Finalmente, la especie *P. microps* contribuyó con las diferencias entre grupos en las campañas T3 y T4. El mismo análisis basado en la biomasa de los grupos funcionales mostró que los grupos dulceacuícola y estuárico fueron los más importantes a la hora de diferenciar entre la comunidad que habita los *Cs* de aquella presente en *I* (Tabla 6). Sin embargo, la biomasa de las especies marinas migrantes y catádromas también resultó significativa a la hora de mostrar diferencias en las campañas de muestreo T3 y T4. En el análisis de comparación realizado con los *GFMA*, las especies omnívoras generaron más del 90% de la disimilaridad entre *I* y *Cs* en las campañas T1 y T2, aunque para T3 y T4 fueron éstas junto con las detritívoras las determinantes a la hora de diferenciar entre grupos (Tabla 6). Respecto a los *GFMR*, las especies ovíparas con huevos adhesivos fue el grupo más importante para diferenciar entre *I* y *Cs* en todas las campañas de muestreo. El grupo de las ovíparas con huevos pelágicos fue también importante en T3 y T4.

Análisis univariante

La interacción significativa T x E (L) en el análisis univariante indicó una alta variación espacial y temporal dentro de las localidades para todas las variables investigadas (Tabla 7). El ANOVA realizado con la riqueza de especies no evidenció diferencias entre *I* y *Cs* (Tabla 7, Fig. 4). Por el contrario, la abundancia total fue significativamente mayor en *I* con respecto a *Cs* para todas las campañas de muestreo. La biomasa total también fue significativamente afectada por la restricción mareal como indicó el término de la interacción T x I-vs-Cs. Para discernir en qué muestreos concretos se mostraban estas diferencias significativas, se llevaron a cabo diferentes ANOVAs para cada uno de los muestreos. Los resultados mostraron diferencias significativas entre *I* y *Cs* en todos los muestreos, indicando una variabilidad espacio-temporal diferente en la biomasa de la comunidad de peces.

Tabla 1. Especies de peces, grupos funcionales, abundancia total (CPUE) y biomasa total (BPUE; entre paréntesis) capturados en las localidades de muestreo. GFUE: grupos funcionales del uso del estuario; GFMA: grupos funcionales del modo de alimentación; GFMR: grupos funcionales según el modo reproductivo.

Familia	Especies	GFUE	GFMA	GFMR	Abundancia total (Biomasa total)			
					Marisma del Guadiana (C1)	Marisma del Tinto-Odiel (C2)	Marisma del Piedras (C3)	Marisma de Doñana (J)
<i>Anguillidae</i>	<i>Anguilla anguilla</i>	C	OV	Op	85,8(3743,9)	-	7,5(931,1)	1009,1(47020,9)
<i>Atherinidae</i>	<i>Atherina boyeri</i>	ES	HZ	Ov	67,9(22,9)	123,2(79,1)	57,3(36,2)	16,0(16,5)
<i>Batrachoididae</i>	<i>Halobatrachus didactylus</i>	ES	Bmi, HP	Og	-	-	3,9(126,3)	-
<i>Blenniidae</i>	<i>Salaria pavo</i>	ES	OV	Og	8,9(48,9)	4,8(15,6)	2,3(14,9)	-
<i>Cyprinidae</i>	<i>Carassius</i> sp.	D	OV	Ov	-	-	-	25182,6(364907,1)
	<i>Cyprinus carpio</i>	D	OV	Ov	-	-	-	39820,8(801550,9)
<i>Cyprinodontidae</i>	<i>Aphanius baeticus</i>	ES	Bmi	Ov	-	-	-	282,7(50,0)
<i>Fundulidae</i>	<i>Fundulus heteroclitus</i>	ES	OV	Ov	1160,0(1218,6)	7,1(3,4)	-	13541,2(33345,9)
<i>Gobiidae</i>	<i>Gobius niger</i>	ES	Bmi, HP	Og	3,4(1,0)	-	19,2(68,1)	-
	<i>Gobius paganellus</i>	ES	Bmi, HP	Og	-	32,8(157,3)	8,4(23,6)	-
<i>Moronidae</i>	<i>Pomatoschistus microps</i>	ES	Bmi	Og	993,8(118,6)	1282,1(290,7)	1918,8(512,5)	39,4(8,1)
	<i>Dicentrarchus labrax</i>	MM	HZ, HP	Op	56,3(4688,8)	16,8(872,7)	4,8(1920,6)	-
	<i>Dicentrarchus punctatus</i>	MM	HZ, HP	Op	35,0(801,9)	86,52(1621,8)	-	-
<i>Mugilidae</i>	<i>Chelon labrosus</i>	MM	DV	Op	415,6(4002,2)	388,7(383,6)	15,4(434,0)	553,7(18146,0)
	<i>Liza ramada</i>	MM	DV	Op	4,9(2370,9)	-	4,9(3,7)	48,3(13826,3)
	<i>Mugil cephalus</i>	MM	DV	Op	-	-	-	31,4(9037,7)
<i>Poeciliidae</i>	<i>Gambusia holbrooki</i>	ES	OV	V	872,2(174,4)	-	-	42358,3(6865,8)
<i>Scorpaenidae</i>	<i>Scorpaena porcus</i>	ES	Bma, HP	Ob	-	-	10,0(888,8)	-
<i>Soleidae</i>	<i>Dicologlossa cuneata</i>	MM	Bmi, Bma	Op	-	2,8(1,1)	-	-
	<i>Solea senegalensis</i>	MM	Bmi, Bma	Ob	10,3(266,5)	5,7(8,22)	35,4(643,4)	-
<i>Sparidae</i>	<i>Diplodus annularis</i>	MO	OV	Ob	-	27,7(32,3)	7,4(302,0)	-
	<i>Diplodus bellottii</i>	MM	OV	Ob	-	21,6(517,2)	64,8(526,1)	-
	<i>Diplodus sargus</i>	MO	OV	Ob	-	4,4(162,5)	-	-
	<i>Sparus aurata</i>	MO	Bmi, Bma	Ob	3,0(127,2)	2,5(9,3)	9,4(359,8)	-
<i>Syngnathidae</i>	<i>Syngnathus abaster</i>	ES	Bmi	Oe	11,5(5,5)	-	3,8(4,5)	-

C: catádro, ES: estuárico, D: dulceacuicola, MM: marino migrante, MO: marino ocasional OV: omnívoro, HZ: hiperbentívoro/zoopláctivo, Bmi: microbentívoro, HP: hiperbentívoro/piscívoro, DV: detritívoro, Bma: macrobentívoro Op: ovíparo con huevos pelágicos, Ov: ovíparo con huevos adhesivos,

Og: ovíparo que guarda sus huevos en nidos, V: vivíparo, Ob: ovíparo con huevos bentónicos, Oe: ovíparo que esconde los huevos en su cuerpo.

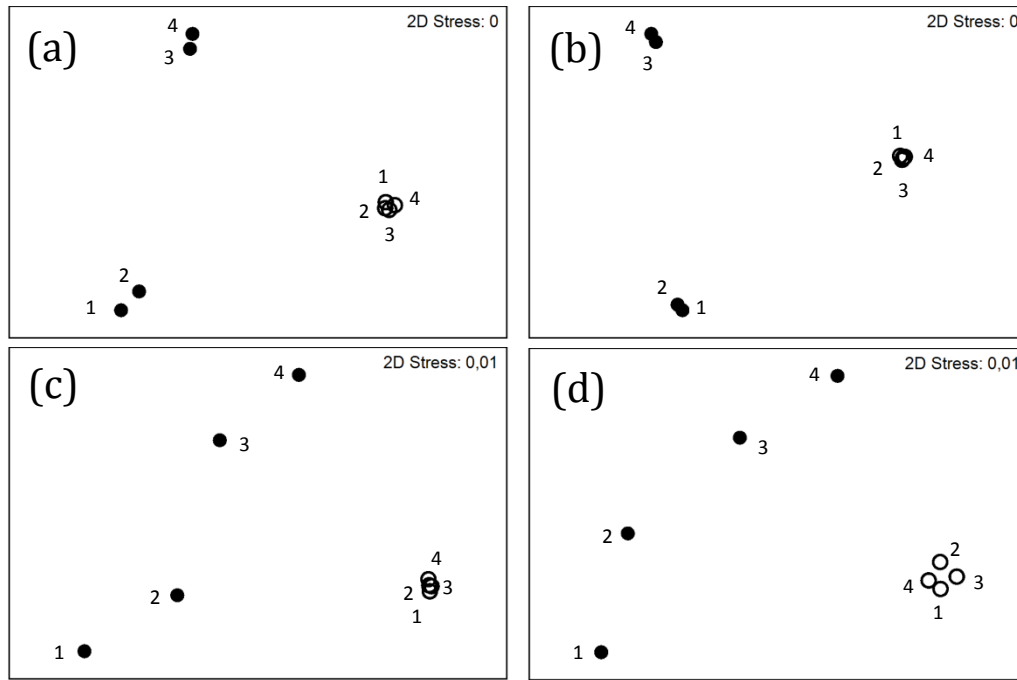


Figura 3. Gráfico nMDS referentes a la abundancia de las especies (a), biomasa de los grupos funcionales según su uso del estuario (b), biomasa de los grupos funcionales según modo de alimentación (c), biomasa de los grupos funcionales según el modo de reproducción (d). Los números hacen referencia a las campañas de muestreo. Se representan la marisma del Espacio Natural de Doñana (círculos negros) frente a las marismas control (círculos blancos).

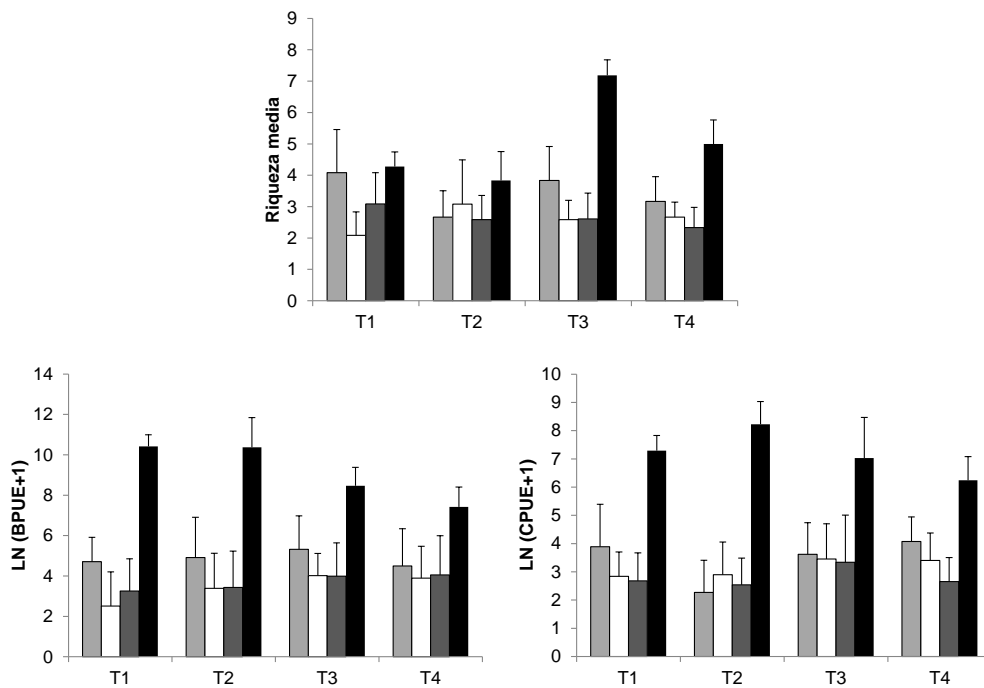


Figura 4. Valores medios de la riqueza de especies (\pm DE, $n = 12$), biomasa total y abundancia total en C1 (barras grises), C2 (barras blancas), C3 (barras gris oscuro), e I (barras negras) en cada muestreo (T1-T4).

Tabla 2. PERMANOVA en base a la abundancia de especies (25 especies). Sólo se muestran los test relevantes para los términos importantes de la hipótesis. SC: Suma de cuadrados; MC: Media cuadrática; gl: grados de libertad.

Fuente de variación	gl	SC	MC	Pseudo-F	P	MC denominador	Unidades de permutación
Tiempo = T	3	28517,87	9505,96				
Localidad = L	3	158313,17	52771,06				
I-vs-Cs	1	103801,80	103801,80				
CS	2	54511,37	27255,68				
Estación (L) = E (L)	8	109431,63	13678,95				
E (I)	2	20903,72	10451,86				
E (Cs)	6	88527,91	14754,65				
T x L	9	74086,87	8231,87				
T x I-vs-Cs	3	49804,86	16601,62	3,71	0,0002	T x E (L)	48 celdas T x E (L)
T x Cs	6	24282,01	70346,15	1,03	0,4128	T x E (Cs)	36 celdas T x E (Cs)
T x E (L)	24	107245,17	4468,55	2,14	0,0002	Residual	192 unidades de datos
T x E (I)	6	36899,03	6149,84	6,15	0,0002	Residual I	48 unidades de datos
T x E (Cs)	18	70346,15	3908,12	1,59	0,0002	Residual Cs	144 unidades de datos
Residual	144	300836,58	2089,14				
Res I	36	35983,03	999,53				
Res Cs	108	264853,55	2452,35				
Total	191	778431,30					

		T1	T2	T3	T4
		Pseudo-F	Pseudo-F	Pseudo-F	Pseudo-F
I-vs-Cs		3,98**	4,06**	3,66**	3,85*

* $P < 0,01$; ** $P < 0,005$; *** $P < 0,001$

Tabla 3. PERMANOVA en base a los grupos funcionales según el uso del estuario (*GFUE*). Sólo se muestran los test relevantes para los términos importantes de la hipótesis. SC: Suma de cuadrados; MC: Media cuadrática; gl: grados de libertad.

Fuente de variación	gl	SC	MC	Pseudo-F	P	MC denom	Unidades de permutación
Tiempo = T	3	30562,46	10187,49				
Localidad = L	3	136332,69	45444,23				
I-vs-Cs	1	113885,31	113885,31				
Cs	2	22447,37	11223,68				
Estación (L) = E (L)	8	72386,09	9048,26				
E (I)	2	18764,28	9382,14				
E (Cs)	6	53621,81	8936,97				
T x L	9	70578,47	7842,05				
T x I-vs-Cs	3	47798,94	15932,98	4,17	0,0002	T x Cs	16 celdas T x Cs
T x Cs	6	22779,54	3796,59	1,30	0,1490	T x E (Cs)	36 celdas T x E (Cs)
T x E (L)	24	86856,85	3619,03	1,54	0,0002	Residual	192 unidades de datos
T x E (I)	6	34234,69	5705,78	7,50	0,0002	Residual I	48 unidades de datos
T x E (Cs)	18	52622,15	2923,45	1,01	0,4418	Residual Cs	144 unidades de datos
Residual	144	339017,83	2354,29				
Res I	36	27382,46	760,62				
Res Cs	108	311635,36	2885,51				
Total	191	735734,39					
		T1	T2	T3	T4		
		Pseudo-F	Pseudo-F	Pseudo-F	Pseudo-F		
I-vs-Cs	6,12**	8,06***	6,85**	12,62***			

* P < 0,01; ** P < 0,005; *** P < 0,001

Tabla 4. PERMANOVA en base a los grupos funcionales según el modo de alimentación (GFMA). Sólo se muestran los test relevantes para los términos importantes de la hipótesis. SC: Suma de cuadrados; MC: Media cuadrática; gl: grados de libertad.

Fuente de variación	gl	SC	MC	Pseudo-F	P	MC denom	Unidades de permutación
Tiempo = T	3	22186,54	7395,51				
Localidad = L	3	156812,07	52270,69				
I-vs-Cs	1	116761,64	116761,64				
Cs	2	40050,43	20025,21				
Estación (L) = E (L)	8	88402,64	11050,33				
E (I)	2	11356,84	5678,42				
E (Cs)	6	77045,80	12840,97				
T x L	9	69550,86	7727,87				
T x I-vs-Cs	3	42280,95	14093,65	3,12	0,0002	T x Cs	16 celdas T x Cs
T x Cs	6	27269,91	4544,98	1,17	0,2176	T x E (Cs)	36 celdas T x E (Cs)
T x E (L)	24	98366,29	4098,59	1,68	0,0002	Residual	192 unidades de datos
T x E (I)	6	28664,01	4777,33	7,18	0,0002	Residual I	48 unidades de datos
T x E (Cs)	18	69702,29	3872,35	1,28	0,0166	Residual Cs	144 unidades de datos
Residual	144	351580,98	2441,53				
Res I	36	23960,27	665,56				
Res Cs	108	327620,71	3033,52				
Total	191	786899,39					

	T1	T2	T3	T4
	Pseudo-F	Pseudo-F	Pseudo-F	Pseudo-F
I-vs-Cs	4,56**	4,26**	5,07**	5,23**

* P < 0,01; ** P < 0,005; *** P < 0,001

Tabla 5. PERMANOVA en base a los grupos funcionales según el modo de reproducción (GFMR). Sólo se muestran los test relevantes para los términos importantes de la hipótesis. SC: Suma de cuadrados; MC: Media cuadrática; gl: grados de libertad.

Fuente de variación	gl	SC	MC	Pseudo-F	P	MC denom	Unidades de permutación
Tiempo = T	3	34534,47	11511,49				
Localidad = L	3	77795,79	25931,93				
I-vs-Cs	1	27698,87	27698,87				
Cs	2	53669,68	8944,94				
Estación (L) = E (L)	8	68643,59	8580,45				
E (I)	2	11793,29	5896,64				
E (Cs)	6	60615,00	10102,50				
T x L	9	71635,19	7959,46				
T x I-vs-Cs	3	35471,15	11823,72	1,68	0,0072	T x E (L)	48 celdas T x E (L)
T x Cs	6	15180,07	2530,01	0,97	0,5048	T x E (Cs)	36 celdas T x E (Cs)
T x E (L)	24	168620,65	7025,86	2,32	0,0002	Residual	192 unidades de datos
T x E (I)	6	29974,61	4995,77	7,40	0,0002	Residual I	48 unidades de datos
T x E (Cs)	18	46836,76	2602,04	1,32	0,0452	Residual Cs	144 unidades de datos
Residual	144	436752,27	3033,00				
Res I	36	24304,71	675,13				
Res Cs	108	212693,69	1969,38				
Total	191	857981,96					

	T1				T2				T3				T4			
	Pseudo-F				Pseudo-F				Pseudo-F				Pseudo-F			
I-vs-Cs	4,79*				4,04*				3,02*				6,45**			

* P < 0,01; ** P < 0,005; *** P < 0,001

Tabla 6. Análisis SIMPER de la abundancia de las especies y biomasa de los grupos funcionales. Se muestran los valores medios de abundancia y biomasa en localidades control (C_s) e impacto (I), el porcentaje total de disimilaridad entre grupos ($\delta_i\%$), y el ratio δ_i/DE . *GFUE*: grupos funcionales del uso del estuario; *GFMA*: grupos funcionales del modo de alimentación; *GFMR*: grupos funcionales del modo reproductivo.

	Tiempo 1			Tiempo 2			Tiempo 3			Tiempo 4		
	C_s	I	$\delta_i\%$	C_s	I	$\delta_i\%$	C_s	I	$\delta_i/DE(\delta_i)$	C_s	I	$\delta_i/DE(\delta_i)$
Abundancia total												
<i>C. carpio</i>	0.00	1140.41	60.87	0.00	2121.32	41.40	0.00	56.47	4.97	1.06		
<i>Carassius</i> sp.	0.00	487.98	31.37	0.00	1467.53	28.87	0.00	96.95	6.78	0.64	0.00	46.10 9.35 0.70
<i>F. heteroclitus</i>				0.55	513.63	19.74	0.64	2.22	180.67	25.69	5.63	426.65 54.11 1.59
<i>G. holbrooki</i>								6.29	2883.10	47.78	2.63	158.76 21.66 0.79
<i>P. microps</i>								62.15	0.00	5.87	34.19	3.28 5.75 0.54
Biomasa GFUE												
D	0.00	34903.73	91.70	0.00	57650.15	79.40	2.81	0.00	4168.22	32.77	1.10	0.00 482.73 25.73 1.00
ES				9.21	1301.73	18.11	0.68	29.37	1102.38	33.12	27.57	935.84 36.76 1.61
MM								147.39	1710.31	28.95	161.51	63.86 10.41 0.59
C											35.88	1031.66 24.38 1.00
Biomasa GFMA												
DV								21.56	1710.31	28.83	71.61	63.86 6.86 0.45
OV	55.42	37400.93	97.72	30.44	59030.12	97.12	13.38	71.36	5593.69	65.67	56.42	2449.48 85.23 3.21
Biomasa GFMR												
Op								164.38	2038.47	33.30	182.78	1095.52 30.85 1.28
Ov	24.84	34920.87	91.94	1.66	58896.89	96.86	17.15	4.66	4790.82	55.72	6.63	1380.63 62.76 2.52
V								1.24	479.78	9.29		

C: catádro, ES: estuárico, D: dulceacuícola, MM: marino migrante, OV: omnívoro, DV: detritívoro,

Op: ovíparo con huevos pelágicos, Ov: ovíparo con huevos adhesivos, V: vivíparo.

Tabla 7. Resumen del ANOVA asimétrico de la riqueza de especies, abundancia y biomasa total. Sólo se muestran los test relevantes para los términos importantes de la hipótesis.
MC: Media cuadrática; gl: grados de libertad.

Riqueza				Abundancia		Biomasa	
Fuente de variación	gl	MC	<i>F</i>	MC	<i>F</i>	MC	<i>F</i>
Tiempo = T	3	0,40		1,23		3,05	
Localidad = L	3	3,32		201,13		339,32	
<i>I</i> -vs- <i>Cs</i>	1	2,75	4,10	195,93	37,67*	312,10	
<i>Cs</i>	2	0,56	0,67	5,20	0,65	27,22	
Estación (L) = E (L)	8	0,67	3,57**	6,44	3,79**	9,97	
E (<i>I</i>)	2	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	
E (<i>Cs</i>)	6	0,84	3,77*	7,96	5,98**	12,87	
T x L	9	0,23	1,21	5,88	3,46**	10,69	
T x <i>I</i> -vs- <i>Cs</i>	3	0,11	0,58	3,42	2,01	9,11	2,85*
T x <i>Cs</i>	6	0,13	0,59	2,46	1,85	1,58	0,64
T x E (L)	24	0,19	2,11**	1,70	2,04**	3,20	1,78*
T x E (<i>I</i>)	6	0,00	0,00	0,37	0,00	0,75	0,00
T x E (<i>Cs</i>)	18	0,22	2,23**	1,33	1,45	2,45	1,07
Residual	144	0,09		0,83		1,80	
Res <i>I</i>	36	0,00		0,00		0,00	
Res <i>Cs</i>	108	0,10		0,92		2,28	
Test de Cochran		C = 0,08		C = 0,11		C = 0,09	
		<i>P</i> > 0,05		<i>P</i> = 0,05		<i>P</i> > 0,05	
Datos de biomasa							
		T1	T2	T3	T4		
		<i>F</i>	<i>F</i>	<i>F</i>	<i>F</i>		
<i>I</i> -vs- <i>Cs</i>		182,50***	111,70***	69,83***	37,26***		

* $P < 0,1$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$.

DISCUSIÓN

La comparación entre sistemas naturales afectados y no afectados por determinadas actividades antrópicas ha sido históricamente la estrategia más utilizada para detectar impactos ambientales. Sin embargo, el problema más importante a la hora de determinar la existencia de perturbaciones es la variabilidad espacial y temporal que de forma natural está presente en las comunidades biológicas y que puede inducir a conclusiones erróneas sobre la presencia de impactos (Underwood 1992). Para eludir este inconveniente, Underwood (1994) planteó la posibilidad de seleccionar varias localidades control así como varias localidades impactadas (diseños *beyond-BACI*), de manera que el estudio de comparación no recaiga sobre dos sistemas que por motivos ajenos al factor de impacto puedan mostrar dinámicas diferentes.

En esta metodología se considera fundamental el estudio de los sistemas naturales seleccionados antes y después de que suceda la actividad impactante (Underwood 1992, 1994). No obstante, es frecuente que el impacto a estudiar se de en una única localidad y que no se disponga de datos previos a que suceda la actividad impactante. En estos casos, tal y como ha ocurrido en el presente estudio, los diseños *beyond-ACI* son una solución óptima y adecuada para la detección de tales impactos ya que contemplan estas posibilidades y ajustan los análisis de varianza a modelos no balanceados (Underwood 1994, Wiens y Parker 1995, Glasby 1997). También otro de los principales problemas a la hora de seleccionar localidades control es el de la representatividad. Dicho de otro modo, los controles deben presentar hábitat y características ambientales similares con respecto a las localidades alteradas (Underwood 1992, 1994), lo que puede resultar altamente dificultoso en ecosistemas acuáticos estuáricos debido su alta variabilidad natural. En este estudio, el problema potencial de la disimilaridad entre controles fue eludido usando tres localidades control (Underwood 1994), siendo las condiciones ambientales relativas a régimen mareal, acción del oleaje, corrientes de deriva litoral, dinámica fluvial y puertos artificiales similares entre las localidades control y la impactada (Rodríguez-Ramírez *et al.* 2008).

Algunos estudios han sugerido que los análisis multivariantes se contemplan como los más robustos a la hora de detectar impactos medioambientales, además de proveer de una información más completa que los análisis univariantes (Underwood y Peterson 1988, Ferraris *et al.* 2005). Por otro lado, considerando la

composición de la comunidad y las características ecológicas de las especies de peces (estudio de la funcionalidad de la comunidad) con dichos análisis se obtiene una visión complementaria de los efectos causados por las acciones antrópicas en la comunidad (Pérez-Domínguez *et al.* 2012). Los resultados mostraron claramente cómo la variabilidad espacio-temporal en la composición de la comunidad de peces fue significativamente diferente entre la marisma de Doñana y las marismas control (interacción T x I-vs-Cs en los análisis), mientras que no se detectaron diferencias significativas entre las localidades control (interacción T x Cs en los análisis). Además, estas diferencias fueron consistentes en todas las campañas de muestreo realizadas y con todos los indicadores utilizados, mostrando efectos significativos de la restricción mareal en la comunidad de peces de la marisma de Doñana a nivel estructural y funcional.

Los grupos funcionales dulceacuícola y estuárico en esta marisma fueron los dominantes en términos de abundancia y biomasa, los mismos que fueron determinantes en la diferenciación entre la marisma de Doñana y las marismas control (análisis SIMPER). Esta dominancia podría estar relacionada con la degradación del hábitat intermareal a causa de la reducción de la conectividad y al aislamiento, que favorece la prevalencia del agua dulce en la marisma (Kroon y Ansell 2006). Estudios previos en la zona (Capítulo 3) mostraron a cuatro especies como dominantes (*C. carpio*, *Carassius* sp., *F. heteroclitus* y *G. holbrooki*), las mismas que proveyeron las diferencias entre las localidades impactada y control (análisis SIMPER) y que también han resultado dominantes en la zona de *marisma externa* de Doñana. A grandes rasgos, la estructura de los grupos funcionales debe de ser similar en las mismas zonas biogeográficas, sin embargo la dominancia de especies dulceacuícolas detectadas en Doñana no es común en otros estuarios Atlánticos (Mathieson *et al.* 2000, Elliott *et al.* 2007, Selleslagh *et al.* 2009). Por otro lado, la importancia de las especies estuáricas a la hora de diferenciar entre grupos podría ser un ejemplo de la *paradoja de la calidad de los estuarios* (Dauvin 2007, Elliott y Quintino 2007), ya que este grupo funcional es altamente tolerante a cambios en la salinidad, y por lo tanto su presencia puede resultar independiente del estado de conservación de la marisma. Reforzando esta idea, la mayoría de especies presentes en Doñana son especies exóticas, lo que muestra un signo más de degradación del ecosistema (Moyle y Light 1996, Kennard *et al.* 2005).

La mayoría de la biomasa de los peces de la marisma de Doñana estuvo integrada por especies omnívoras, que fue el grupo funcional del modo de

alimentación clave a la hora de diferenciar Doñana con las marismas control. Además la heterogeneidad de los grupos funcionales relativos al modo de alimentación en la marisma de Doñana fue notablemente menor que en el resto. Normalmente, el número de especies generalistas en el ámbito de la alimentación se incrementa con el nivel de perturbación de los ecosistemas, al mismo tiempo que el número de especialistas decrece (Pérez-Domínguez et al 2012) lo que podría explicar la dominancia de este grupo funcional en la marisma de Doñana.

Por otro lado, los resultados de los análisis univariantes mostraron que, pese a la gran variabilidad espacio-temporal existente dentro de cada una de las marismas (interacción significativa T x E (L) en los análisis), existieron diferencias entre las comunidades de peces de la marisma impactada y las marismas control atendiendo a parámetros de la estructura de la comunidad tales como la abundancia y biomasa. Estos valores fueron entre tres y cuatro veces mayores que en el resto de las marismas, lo que puede deberse al efecto barrera que causan las compuertas localizadas en los caños mareales. Estos caños funcionaban en condiciones naturales desaguando la marisma durante la época de vaciado (primavera y verano) y facilitando el intercambio de agua con el bajo Guadalquivir (Bayán-Jardín 2006). No obstante, las compuertas bloquean e imposibilitan la salida de peces hacia el estuario durante el vaciado de la marisma, dando como resultado valores excepcionales de abundancia y biomasa con una composición claramente dominada por especies invasoras típicamente dulceacuícolas (Capítulo 3) y, probablemente, excediendo la capacidad de carga del ecosistema (Fernández-Delgado 2005). Efectos negativos provocados por compuertas en caños de sistemas estuáricos como episodios de grandes mortandades de peces, la disminución en la calidad del agua y las alteraciones en los patrones de abundancia y biomasa de las comunidades biológicas han sido destacados por varios autores (Lin *et al.* 2004, Kroon y Ansell 2006).

En conjunto, los resultados obtenidos indican que la restricción mareal en las marismas provoca una degradación del hábitat a través de la pérdida de conectividad con el estuario, generando unas condiciones ambientales homogéneas que favorecen a determinadas especies no nativas que proliferan en estos ambientes. La marisma de Doñana puede ser un caso paradigmático de homogenización biótica en el contexto peninsular (Olden *et al.* 2004), siendo el estado actual de su comunidad de peces el resultado de un proceso de reemplazamiento gradual de la composición nativa por una comunidad de especies

no nativas, ampliamente distribuidas y cosmopolitas, todo ello como consecuencia de actuaciones de origen antrópico. Por otro lado, el proceso de homogenización funcional es definido como el incremento en la similaridad de las funciones ecológicas de las biotas a lo largo del tiempo debido al establecimiento de especies con roles ecológicos similares en el ecosistema y la pérdida de otras que poseen roles funcionales únicos. En otras palabras, la homogenización funcional significa la pérdida de especies especialistas y el aumento de especies generalistas (Olden *et al.* 2004, Clavel *et al.* 2011). En cierta medida, esto se refleja en la estructura funcional de la marisma de Doñana que actualmente está dominada por generalistas omnívoros y especies estuáricas. Esta homogenización funcional disminuye la respuesta de la comunidad ante nuevas perturbaciones, incrementando la vulnerabilidad del ecosistema y reduciendo sus bienes y servicios (Clavel *et al.* 2011).

Las restricciones mareales han sido una de las principales alteraciones hidrológicas en las marismas de la costa Atlántica de Norte América (Crain *et al.* 2009, Eberhardt *et al.* 2011, Dibble y Meyerson 2012), mientras que las modificaciones de las marismas Europeas han estado más relacionadas con la construcción de diques y la roturación de terreno para el cultivo (Davy *et al.* 2009). Según nuestro conocimiento, este es el primer estudio que investiga sobre los efectos de la restricción mareal en la comunidad de peces de marismas Europeas. Este estudio provee de una información importante en el conocimiento de cómo las alteraciones humanas pueden causar una disrupción funcional y estructural en las comunidades de estos frágiles ecosistemas, generando una valiosa información de referencia.

En resumen, los resultados de este trabajo indicaron diferencias significativas en los descriptores de la composición y estructura de la comunidad de peces de la marisma de Doñana con respecto a las marismas control. En Doñana, la existencia de la *Montaña del Río* y las compuertas localizadas en los caños intermareales bloquean el flujo de agua e intercambio de fauna entre la marisma y el estuario. Esta restricción ha transformado el área en una marisma limnética de agua dulce, con hábitats óptimos para especies generalistas e ictiofauna atípica de zonas de estuario (Helfman 2007, Selleslagh *et al.* 2009). Así, al compararla con marismas no afectadas por restricción mareal, la *marisma externa* de Doñana mostró una comunidad de peces dominada por especies exóticas, dulceacuícolas y especies estuáricas altamente tolerantes a cambios en salinidad. La heterogeneidad de las

especies en función de su modo de alimentación fue significativamente menor en la marisma de Doñana, que estuvo dominado por especies omnívoras. Además, el orden de magnitud de los valores de abundancia y biomasa de la comunidad de peces de Doñana fue entre tres y cuatro veces mayor comparado con el resto de marismas. Los parámetros de la comunidad de peces estudiados muestran signos de degradación que, en su conjunto, indican una pérdida de la dinámica mareal y la ausencia de la conectividad con el tramo bajo del río Guadalquivir. La respuesta observada en la comunidad de peces ante la restricción mareal podría ayudar a desarrollar planes de gestión a la hora de paliar los efectos que este impacto pueda estar causando en los ecosistemas, además podría ser utilizada para mejorar programas de restauración del hábitat en zonas estuáricas.

DISCUSIÓN GENERAL

La zona de la marisma del Espacio Natural Doñana (marisma de Doñana) y su entorno es uno de los ecosistemas más emblemáticos de la Península Ibérica (Fernández-Delgado 2005, García-Novo y Marín Cabrera 2006). En su diversidad de ambientes cuenta con multitud de cuerpos de agua de distinta naturaleza (Sousa y García-Murillo 2005, Gómez-Rodríguez *et al.* 2011, Toja y Serrano 2006), que confieren a este espacio una extraordinaria cantidad de organismos asociados (Toja y Serrano 2006). Históricamente, su comunidad de peces se ha caracterizado por una diversidad alta y la importancia de ciertos endemismos de la fauna peninsular y andaluza (Fernández-Delgado 1987, Fernández-Delgado *et al.* 1994, 2000). La información y documentación sobre este componente de la fauna del Espacio Natural ha mejorado notablemente en las últimas décadas, debido al incremento en el número de proyectos de investigación y a la implementación de la Red de Seguimiento Biológico de la Estación Biológica de Doñana (www-rbd.ebd.csic.es). En el presente trabajo, se han analizado las citas históricas desde 1975 y otros datos procedentes de prospecciones más recientes, con los objetivos de caracterizar los cambios acontecidos en la riqueza de especies y conformar un inventario actualizado de los peces de Doñana.

Así, desde 1975 hasta la actualidad, la comunidad de peces de la marisma de Doñana y su entorno (concretamente en los límites del Espacio Natural) ha contado en total con, al menos, la presencia de 34 especies (25 nativas y 9 exóticas) pertenecientes a 18 familias, una riqueza específica elevada en comparación con otras zonas de marisma europeas (Pihl *et al.* 2002, McLusky y Elliott 2004). En la situación actual se constata un decremento en el número de especies, siendo ahora de 28 especies (19 nativas y 9 exóticas, 14 familias). Entre estas especies se encuentran representantes de peces estuáricos, marinos migrantes, dulceacuícolas y catádrolos. Es común la presencia de especies marinas ocasionales en zonas externas del Espacio Natural, que no han sido tenidas en cuenta en esta actualización. Desde 2002 han dejado de detectarse 6

especies nativas, mientras que las exóticas han incrementado en riqueza y área de ocupación. Las ausencias más notables son *Gasterosteus gymnur* Cuvier, 1829, *Iberochondrostoma lemmingii* (Steindachner, 1866) y *Squalius pyrenaicus* (Günther, 1868), al encontrarse amenazadas en el contexto nacional, y *Syngnathus abaster* Risso, 1827, cuya población ha descendido notablemente en el cauce bajo del río Guadalquivir en los últimos años probablemente debido a la presión de pesquera en la zona (Fernández-Delgado com. pers.).

La zona de agua dulce es la que cuenta con la comunidad de peces más amenazada donde el 83% de sus especies se encuentran bajo amenaza de extinción (según su categoría de amenaza de la IUCN) (IUCN 2012). Además, 3 de estas especies (*G. gymnur*, *I. lemmingii* y *S. pyrenaicus*) no han sido citadas en los últimos años. De forma similar, el 75% de las especies estuáricas y catádroas se encuentran amenazadas según su evaluación a nivel nacional (Doadrio 2002). Varias de estas especies mantienen unos activos poblacionales escasos, encontrándose al borde de la extinción tanto en un contexto internacional (IUCN 2014) como dentro del espacio (Fernández-Delgado *et al.* 2000), resaltando entre ellas *Aphanius baeticus* Doadrio, Carmona & Fernández-Delgado, 2002 (endemismo de la costa oeste de Andalucía y en peligro de extinción) (Oliva-Paterna *et al.* 2006) y *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758) (en peligro de extinción crítico a nivel internacional) (Moriarty y Dekker 1997). El estado de conservación mostrado por los peces del Espacio Natural Doñana es similar al de los peces autóctonos de la cuenca del Guadalquivir, donde se considera que el 75% de las especies autóctonas se encuentra en riesgo de desaparición (Fernández-Delgado *et al.* 2014).

Por otro lado, el número de especies exóticas ha ido creciendo a lo largo del tiempo, siendo este incremento más conspicuo en los últimos años. Además, también ha aumentado su frecuencia de ocupación de manera significativa, especialmente en la zona de agua dulce, coincidiendo con el declive de nativas ya comentado. Un dato adicional que refleja el incremento en la extensión de las invasoras es que, el número de cuadrículas (1 x 1 km) ocupadas por 4 o más especies exóticas dentro del Espacio Natural ha aumentado con el paso del tiempo. En este contexto, la presión que deben estar soportando las especies nativas a causa de interacciones competitivas con las exóticas debe ser muy elevada (Fernández-Delgado 2005, Ribeiro y Leunda 2012). Estos primeros resultados corresponden a estudios realizados exclusivamente con la riqueza y distribución

de especies, si bien, los análisis posteriores realizados con descriptores de la estructura de la comunidad de peces (abundancia y biomasa, principalmente) también reflejan el dominio de las especies exóticas (Capítulos 3 y 4).

En suma, la actualización de información referente a los peces del Espacio Natural Doñana muestra una comunidad de peces nativos muy amenazada, con el 83% de sus especies dulceacuícolas y el 75% de las estuáricas y catádrovas en alguna de las tres principales categorías de amenaza (En Peligro Crítico, En Peligro, Vulnerable). La tendencia observada es hacia la pérdida de nativas y el incremento de exóticas, tanto en número (tres nuevas especies desde 2009) como en su área de ocupación y densidad.

En esta tesis doctoral se presentan las relaciones longitud-peso de las 13 especies de peces dominantes, en términos de abundancia, en la marisma de Doñana. Más del 75% de estos taxones mostraron un patrón de crecimiento alométrico positivo, lo que indica que conforme aumenta la talla de los individuos el incremento en el peso es mayor y, probablemente, los individuos de mayor talla muestren mejor condición somática. Este patrón de crecimiento podría estar relacionado con la gran productividad de la marisma, carácter resaltado para este tipo de ambientes (McLusky y Elliott 2004, Butler y Weis 2009), y destacaría su importancia como lugar de engorde para el alevinaje de la comunidad de peces de ecosistemas adyacentes. Así, la productividad de la marisma y su incidencia sobre las pesquerías del estuario del Guadalquivir y de la bahía de Cádiz ha sido puesta de manifiesto por diversos autores (Baldó y Drake 2002, Sobrino *et al.* 2005, García-Isarch *et al.* 2006, Ramos *et al.* 2012).

Las zonas de marisma cumplen una destacada función dentro del contexto de los estuarios, siendo utilizadas por los peces como zonas de reclutamiento y cría de especies marinas, de alimentación, de refugio ante depredadores y de paso para las migradoras (McLusky y Elliott 2004, Butler y Weis 2009, Martinho *et al.* 2012). En consecuencia, resulta de interés la determinación de los factores explicativos de la variación temporal y espacial de sus comunidades de peces (Elliott *et al.* 2007, Green *et al.* 2009). En este trabajo se presentan los primeros datos sobre parámetros descriptores de la composición y estructura de la comunidad de peces de la marisma de Doñana, interpretando su patrón espacial y dinámica temporal en un periodo de dos años.

La mayor parte de la riqueza de especies de la marisma está compuesta por especies marinas migrantes, aunque también hay especies estuáricas y dulceacuícolas. Las principales familias representadas son *Mugilidae* y *Cyprinidae* (40,9% de la riqueza total de especies). A diferencia de otros estuarios europeos (Thiel *et al.* 2003, Veiga *et al.* 2006, Selleslagh y Amara 2008), la abundancia y biomasa de la comunidad de peces está absolutamente dominada por especies dulceacuícolas (92% de la biomasa y 61% de la abundancia total). Este hecho está relacionado en gran medida con el carácter limnético de la marisma causado por la escasez de conectividad con el tramo bajo del río Guadalquivir (ver más adelante). Por otro lado, las especies estuáricas favorecidas por su carácter eurihalino también muestran elevados valores de biomasa y abundancia (Elliott *et al.* 2007). En términos generales, la estructura de los grupos funcionales en las mismas regiones biogeográficas debería de ser similar (Elliott *et al.* 2007), no obstante la dominancia de especies dulceacuícolas detectadas en Doñana no es común en otros estuarios Atlánticos (Mathieson *et al.* 2000, Elliott *et al.* 2007, Selleslagh *et al.* 2009). Únicamente en el estuario del Loira, donde también existe una restricción importante de la influencia mareal y los flujos se encuentran controlados mediante compuertas, se muestra una composición de especies similar a la de la marisma de Doñana (Mathieson *et al.* 2000). Otro rasgo destacable en la marisma de estudio es la escasez de especies marinas ocasionales (ausencia total reflejada en el estudio realizado entre 2003 y 2005), patrón también relacionado con el carácter limnético y dulceacuícola que se refleja en el conjunto de la marisma. De la misma manera, la ausencia de especies anádromas está relacionada con la situación agónica que éstas muestran en la totalidad del estuario del Guadalquivir, habiendo visto cómo dos de las cuatro especies presentes -*Acipenser sturio* Linnaeus, 1758 y *Alosa alosa* (Linnaeus, 1758)- se extinguían a raíz de la construcción de la presa de Alcalá del Río y cómo las dos que todavía habitan en la cuenca -*Petromyzon marinus* Linnaeus, 1758 y *Alosa fallax* (Lacépède, 1803)- se encuentran al borde de la extinción (Fernández-Delgado 2006).

Asimismo, la comunidad de peces de Doñana se encuentra totalmente dominada por especies exóticas invasoras (96% de la biomasa y 99% de la abundancia). Básicamente son 4 los taxones dominantes: *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758, *Carassius* sp., *Fundulus heteroclitus* (Linnaeus, 1766) y *Gambusia holbrooki* Girard, 1859. La dominancia de especies exóticas en la comunidad, junto con la inusual composición de grupos funcionales detectada en comparación con otras marismas, son indicadores de la elevada degradación que sufre la comunidad de

peces del área de estudio (Moyle y Light 1996, Kennard *et al.* 2005, Breine *et al.* 2007).

Por otra parte, la estructura de la comunidad de peces de la marisma de Doñana no es homogénea, sino que sus patrones de riqueza, abundancia y biomasa se distribuyen de manera acorde a un gradiente de conductividad, que va desde las zonas de *marisma externa*, en contacto con el estuario del Guadalquivir y que cuenta con los mayores valores de conductividad, hasta la zona de *lagunas*, en la parte más interna con agua dulce, pasando por las zonas de *marisma interna*, la marisma más alejada del Guadalquivir, y las de *arroyos*, localidades de carácter lótico con agua dulce. Los parámetros descriptores de la comunidad (riqueza, abundancia y biomasa) se muestran decrecientes a medida que nos alejamos del cauce principal del Guadalquivir, coincidiendo con lo observado por Elliott *et al.* (2007). Las especies catádromas y marinas migrantes dominan en la zona de *marisma externa* mientras que las dulceacuícolas aumentan progresivamente conforme la conductividad desciende hasta las zonas más alejadas.

La variación temporal de la comunidad de peces, está más relacionada con el ciclo hidrológico de la marisma que con las estaciones del año. De esta manera, se establecen cuatro grupos: periodos *húmedo*, *seco*, *muy seco* y *extremadamente seco*. Durante los periodos *muy seco* y *extremadamente seco* la abundancia y biomasa de peces es baja en relación con elevadas mortandades asociadas a las malas condiciones del agua existente en esas fases (Fernández-Delgado 2005). Por otro lado, también se detectan bajos niveles de abundancia y biomasa en el periodo *húmedo*, en este caso se relaciona con el gran volumen de agua presente en la marisma y, por tanto, con la disminución en la eficiencia de pesca debida a una mayor dispersión de los individuos.

También se ha analizado la composición, estructura y patrón espacial de la comunidad de peces que habita la red de charcas temporales o lucios característicos de la marisma de Doñana. En las 26 charcas estudiadas se detectaron 10 taxones, mostrando un claro dominio de las especies *C. carpio*, *F. heteroclitus* y *G. holbrooki*. La marisma funciona básicamente como una cuenca endorreica (Urdiales *et al.* 2010) que va perdiendo su volumen de agua por evaporación originando estas charcas temporales con diferente grado de inundación, hábitat y conectividad (García-Novo y Marín-Cabrera 2006, Serrano *et al.* 2006). En este contexto, el estrés ambiental derivado del propio proceso de

deseccación impone que las especies de peces capaces de habitar estos sistemas presente una alta plasticidad fenotípica (Schulte 2014). En la situación actual de la marisma de Doñana, las especies exóticas ahí dominantes son generalistas en lo referente a su tolerancia ambiental y presentan un alto potencial invasor (Ribeiro *et al.* 2008). Estas charcas temporales podrían estar habitadas por especies nativas adaptadas a las peculiaridades de este tipo de sistemas, tales como *A. baeticus* y *A. anguilla*. Sin embargo, estas especies se encuentran en un estado de conservación preocupante en el contexto del espacio natural (Fernández-Delgado *et al.* 2000).

Al igual que sucede en otros sistemas de charcas temporales, la estructura de su comunidad de peces se muestra influenciada por factores relacionados con la conectividad de las mismas (Baber *et al.* 2002, Lasne *et al.* 2007, Kang y King 2013). Estos factores son su localización espacial (cercanía a los caños intermareales y/o arroyos) y el número de charcas en un radio de 1000 metros (charcas que podrían actuar como fuente de individuos). En menor medida, la composición de peces también muestra relación con otros factores ambientales como la cobertura vegetal de las charcas y su área. La cobertura vegetal ha sido ampliamente relacionada con la estructura de la comunidad en la literatura científica (Pazin *et al.* 2006, Escalera-Vázquez y Zambrano 2010, Kang y King 2013, entre otros), pudiendo mostrarse en relación con el efecto de refugio que produce ante depredadores, además de ser fuente de recursos tróficos y soporte para la reproducción de algunas especies (Martí y Del Moral 2003, Weber y Brown 2012, Fernández-Delgado 1989, Fernández-Delgado 1990).

De manera global, los estudios realizados sobre la composición y estructura de la comunidad de peces de la marisma de Doñana muestran claros signos de degradación. En el conjunto del espacio, la presencia de especies estuáricas y marinas migrantes no es significativa en términos de abundancia y biomasa, siendo los taxones dulceacuícolas mayoritarios. Las especies exóticas invasoras son dominantes en todos los tipos de hábitats y en cualquiera de los periodos del ciclo hidrológico de la marisma. De la misma manera, las charcas temporales características del proceso de desecación muestran también la dominancia de especies exóticas con una alta plasticidad fenotípica. La composición, abundancia y biomasa de los peces que habitan esta red de charcas está relacionada con su ubicación dentro de la marisma y la conectividad entre las mismas. La mayoría de parámetros observados en la comunidad parecen indicar una falta de conectividad de la marisma principalmente con la parte baja del cauce principal del río

Guadalquivir, que la convierten en un sistema limnético de aguas dulces y estancadas con una notable reducción de la dinámica mareal.

La marisma de Doñana tiene un ciclo hidrológico anual característico. Éste comienza cuando la marisma empieza a llenarse al inicio de las precipitaciones otoñales. Gracias a la pluviometría y al aporte de los cursos fluviales que desembocan en la marisma, ésta queda totalmente llena durante el periodo invernal (Vannéy 1970, Bernués 1990). En ese momento, la conexión entre los arroyos temporales y la marisma es máxima y los peces pueden colonizar libremente los ambientes contiguos. En condiciones naturales, la marisma desaguaría gran parte de su volumen al cauce principal del río Guadalquivir a través de los caños intermareales, al tiempo que las mareas empujarían hacia adentro el agua procedente del estuario. Sin embargo, estos caños se encuentran regulados con una serie de compuertas construidas en los mismos que impiden el libre flujo del agua y de la fauna acuática a través de los mismos (Urdiales *et al.* 2010). Otra de las infraestructuras realizadas en la marisma que causaron el detrimento de su conectividad con otros cuerpos de agua fue el aumento de la cota del relieve perimetral del río (levé), conocido como la *Montaña del Río* (Rodríguez-Ramírez y Clemente-Salas 2002, García-Novo *et al.* 2007). La presencia de este muro dificulta el intercambio de agua con el cauce principal del río en los momentos de riadas y/o botamentos de marea. Además, tras el accidente minero de Aznalcóllar, este levé fue totalmente sellado, de manera que la marisma quedó aislada del tramo bajo del estuario del Guadalquivir (Saura *et al.* 2001) conectándose con éste únicamente en momentos puntuales en que las compuertas se encuentran abiertas. El resultado de todas estas modificaciones es la configuración de una marisma con restricción mareal, de carácter prácticamente limnético, donde la influencia mareal puede considerarse nula.

Las infraestructuras que disminuyen o eliminan la influencia mareal son alteraciones muy frecuentes en sistemas marismeños humanizados (Kennish 2001, Bromberg-Gedan *et al.* 2009) que, en el ámbito Europeo, apenas han sido estudiadas. En el contexto de este trabajo se planteó el objetivo de determinar el impacto a largo plazo que debe estar causando la restricción mareal sobre la comunidad de peces de la marisma de Doñana. Para ello se realizó un estudio de impacto ambiental basado en la metodología *beyond-ACI* (Underwood 1992, 1994) analizando datos de técnicas univariantes y multivariantes. Esta metodología nos ha permitido comparar la dinámica espacio-temporal de la comunidad de peces

presente en la *marisma externa* de Doñana con otras zonas similares pero sin restricción mareal (marismas control) del arco Sur-Atlántico peninsular. Los resultados obtenidos con indicadores de biomasa, abundancia y riqueza de especies, y con los grupos funcionales que componen la comunidad, indican que la marisma de Doñana sufre un impacto ambiental derivado de la restricción mareal a la que está sometida. Este impacto se refleja en la existencia de diferencias significativas en la dinámica espacio-temporal de la comunidad presente en Doñana con respecto a la observada en las marismas control que, a su vez, se muestran similares entre ellas. La influencia de las especies marinas migrantes en las marismas control es mucho mayor que en la del Espacio Natural Doñana. Por otro lado, la comunidad de peces de Doñana está dominada por especies omnívoras y presenta una menor diversidad de grupos funcionales tróficos, probablemente relacionado con la dominancia de especies exóticas típicamente omnívoras (Helfman 2007). Además, es frecuente que el número de estas especies se incremente con el grado de perturbación del ecosistema, al tiempo que descende el de especialistas (Pérez-Domínguez *et al.* 2012). De la misma manera, los efectos de la restricción en la conectividad también se reflejan en los altos valores de abundancia y biomasa detectados en los caños intermareales de la marisma de Doñana, siendo entre tres y cuatro veces superiores a los detectados en las marismas control. Estos valores son consecuencia del efecto barrera que causan la *Montaña del Río* y las compuertas localizadas en los caños mareales que en condiciones naturales deberían desaguar la marisma durante la época de vaciado (primavera y verano) y facilitar el intercambio de agua y fauna acuática con la zona del estuario (Bayán-Jardín 2006).

En resumen, los resultados conjuntos del análisis de impacto realizado muestran que la restricción mareal ha transformado el área de estudio en una marisma limnética de agua dulce que, en su mayoría, presenta hábitats óptimos para especies generalistas atípicas de estuarios (Selleslagh *et al.* 2009). Comparada con marismas naturales, la de Doñana muestra una comunidad de peces dominada por especies exóticas, en su mayoría de carácter dulceacuícola y estuárico tolerantes a una gran amplitud de variables ambientales. También presenta una menor heterogeneidad en sus grupos funcionales tróficos junto con una abundancia y biomasa muy elevada. Esta respuesta a largo plazo de la comunidad de peces de Doñana ante un impacto por restricción mareal que refleja la comunidad de peces de Doñana podría ayudar a desarrollar planes de gestión integral en este tipo de sistemas estuáricos.

CONCLUSIONES

Atendiendo a los estudios presentados en esta memoria de tesis doctoral, cuya finalidad ha sido aportar información actualizada sobre la composición, estructura y dinámica de la ictiofauna de la marisma del Espacio Natural Doñana, se extraen las conclusiones de conjunto que se exponen a continuación:

1. Históricamente, la comunidad de peces del Espacio Natural Doñana ha estado compuesta por, al menos, 34 taxones pertenecientes a 18 familias (25 autóctonos y 9 exóticos) incluidos en alguna de las siguientes categorías: *marinos migrantes, estuáricos, catádromos y dulceacuícolas*. En la actualidad se ha constatado un descenso de la riqueza específica con la presencia de 28 taxones (19 nativos y 9 exóticos) pertenecientes a 14 familias.
2. Globalmente, las tendencias poblacionales mostraron un declive en el número especies nativas junto con un aumento en el rango de distribución y dominancia de las especies exóticas.
3. El 83% de los taxones nativos dulceacuícolas citados desde 1975 se encuentra amenazado de extinción a nivel nacional y tres de ellos no han sido detectados en los últimos 15 años. Además, el 75% de las especies estuáricas y catádromas autóctonas están incluidas en alguna de las tres principales categorías de amenaza a nivel nacional o internacional.
4. La mayoría de los 13 taxones en los que se estableció la relación longitud-peso mostraron un incremento alométrico positivo, lo que podría estar relacionado con la elevada productividad de la marisma y su importancia como zona de engorde para los peces.
5. Las familias con mayor número de taxones presentes en la marisma fueron *Mugilidae* y *Cyprinidae*, siendo dominantes las especies marinas migrantes y dulceacuícolas. Si bien, a diferencia de otros estuarios europeos, fueron las especies dulceacuícolas las que dominaron totalmente la abundancia y biomasa de la zona de estudio.
6. A nivel específico, cuatro taxones exóticos invasores de la Península Ibérica dominaron de forma muy significativa la abundancia (99%) y biomasa (96%)

pisiccola de la marisma: *Cyprinus carpio*, *Carassius* sp., *Gambusia holbrooki* y *Fundulus heteroclitus*.

7. En funci3n de su composici3n y estructura, la comunidad de peces de la marisma present3 cuatro grupos que ocuparon los h3bitats establecidos seg3n el gradiente de salinidad: *marisma externa*, *marisma interna*, *arroyos* y *lagunas*. Riqueza espec3fica, abundancia y biomasa disminuyeron progresivamente desde la zona mareal cercana al cauce principal del r3o Guadalquivir hacia el interior del Espacio Natural: *marisma externa* > *marisma interna* > *arroyos* > *lagunas*.
8. La composici3n espec3fica y estructura de la comunidad de peces estuvo m3s relacionada con el ciclo hidrol3gico de la marisma y con los eventos de sequ3a que con el patr3n estacional.
9. La comunidad de peces presente en la red de charcas temporales o lucios t3picos de la marisma estuvo compuesta por 10 especies (5 aut3ctonas y 5 ex3ticas) pertenecientes a 7 familias, con un claro dominio de *Cyprinus carpio*, *Fundulus heteroclitus* y *Gambusia holbrooki*. Las especies nativas que potencialmente podr3an habitar y medrar en este tipo de ambientes fueron poco significativas en la comunidad.
10. La estructura de la comunidad del sistema de charcas temporales estuvo significativamente influida por la cercan3a y conectividad de las charcas entre s3 o con otros cuerpos de agua permanentes. As3, la demograf3a de las especies y las v3as de colonizaci3n predominantes ser3an los factores m3s importantes para determinar la comunidad de dichas charcas, aunque tambi3n la tipolog3a de h3bitat (cobertura vegetal y 3rea) podr3a tener un efecto significativo.
11. Los grupos funcionales de la marisma y su red de charcas temporales estuvieron dominados por especies dulceac3colas, patr3n que contrasta con otros sistemas similares sin restricci3n mareal. Esto parece indicar una degradaci3n relacionada con procesos de aislamiento que favorecer3an la presencia de agua dulce en la zona de estudio. Esta degradaci3n potenciar3a a su vez el dominio de las especies ex3ticas invasoras detectado en todo tipo de h3bitats y en cualquiera de los periodos del ciclo hidrol3gico.
12. La din3mica espacio-temporal de la estructura y composici3n de la comunidad de peces de la franja externa de la marisma de Do3ana fue significativamente diferente a la de otras marismas control que, a su vez, no mostraron diferencias entre sus comunidades. Adem3s, la abundancia y biomasa de la franja externa de marisma en Do3ana fueron entre tres y cuatro veces superiores a las

observadas en las marismas control, lo que podría ser consecuencia del efecto barrera provocado por las compuertas presentes en los caños intermareales y la existencia de la *Montaña del Río*.

13. En las comunidades de peces de las marismas control dominaron las especies marinas migrantes, mientras que en la de Doñana lo hicieron las dulceacuícolas y estuáricas ambas de carácter exótico. Además, en esta última, se detectaron menos grupos tróficos y éstos fueron más generalistas que en las marismas control.
14. En definitiva, la restricción mareal a la que está sometida gran parte de la marisma del Espacio Natural Doñana, ha transformado la zona en una marisma limnética de agua dulce con hábitats óptimos para especies exóticas generalistas poco frecuentes en otros estuarios. El impacto detectado sobre la comunidad debe ser consecuencia del efecto combinado de infraestructuras hidráulicas que limitan la conectividad entre la marisma y el tramo bajo del río Guadalquivir. La neutralización de esta grave perturbación facilitaría la recuperación de los procesos mareales y las comunidades acuáticas a ellos asociadas.

ABSTRACT:

FISH ASSEMBLAGE IN THE MARSHLAND OF DOÑANA PROTECTED AREA: COMPOSITION, DYNAMIC AND INFLUENCE OF THE TIDAL RESTRICTION

Estuaries and marshlands are regarded as one of the most productive and threatened ecosystems in the world. A diverse community of organisms inhabits these areas that are able to cope with the natural variability characteristic of these tidal areas. Specifically, marshlands are considered important habitats for fishes due to their important role in the different aspects of their lives, such as feeding, reproduction, nursery grounds and pathways for migration.

Those zones provide a wide range of goods and services to humans, such as natural protection of the coast against storms and floods, maintenance of water quality, water detoxification and filtering, support for tourism and other cultural and spiritual activities, etc. Additionally, marshlands are considered among the most productive ecosystems due to high nutrient concentrations and efficient energy cycling, and high biological productivity provides an abundance of food resources. The areas adjacent to marshlands are important navigation routes, therefore, marshlands and estuaries have historically been the most populated zones in the world. In spite of all the services that estuarine areas provide to human beings, these areas are under a great deal of human pressure that notably affects their functions and characteristics, and currently estuarine zones are among the most heavily used and threatened natural systems globally.

During long periods in history, wetlands have been considered unhealthy and dangerous places, and humans have tended to dry and transform these lands, using them mainly as croplands. Fortunately, this perception has changed in the last few years and humans have realized that the loss and decline of these wetlands reduces their ability to produce goods and services for mankind. Estuarine areas suffer other important stressors now, such as the introduction of exotic species,

pollution, water eutrophication, overfishing and proliferation of hydraulic infrastructures. The impacts on estuaries are very serious and relevant in regard to fish assemblages. For example, several physiological alterations have been detected in estuarine species as a consequence of pollution, as well as changes in their feeding habits and reproductive processes. Reduction and loss of fishing grounds together with the collapse of commercial species due to overfishing, and negative effects on recruitment and variations in fish assemblages due to hydraulic infrastructures are among the most frequent anthropogenic effects in the estuaries. Invasive exotic species cause damage to native fish assemblages, including hybridization and genetic introgression, parasites and disease transmission, resource competition, predation and ecosystem alterations.

In this context, the increased scientific knowledge on the structure and functioning of marshland ecosystems together with understanding of their composition and the dynamics of the biological assemblages is a basic tool for marshland management and conservation from socio-economic and conservationist perspectives. The increase in research related to conservation issues is considered fundamental for identifying the causes of species decline and identifying solutions to conservation problems. The development of accurate management plans in marshlands must be based on scientific knowledge on their biological assemblages and the aquatic systems involved.

The marshlands of the Doñana Natural Protected Area

The conjunction between Doñana Natural Park and Doñana National Park is globally known as Doñana Natural Protected Area (Doñana Protected Area). Its ecosystems are among the most significant in the Iberian Peninsula, and its diversity of environments includes bodies of water from different origins that provide an extraordinary biodiversity of organisms in this natural area. The avian fauna associated with aquatic environments is the most popular attraction in this area, especially because of its relevance in migrations. Apart from the birds, microscopic organisms, macroinvertebrates, amphibians and fishes stand out among the aquatic fauna due to their conservational importance. Specifically, fish assemblages in Doñana show important diversity and a great amount of endemism of the peninsular and Andalusian fauna. Many of these species maintain low numbers of individuals and are facing extinction in international and national contexts. Among those endangered species are *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758)

(critically endangered worldwide) and *Aphanius baeticus* Doadrio, Carmona & Fernández-Delgado, 2002 (endangered endemism from the Atlantic coast of Andalusia). In addition to the conservational importance of the fish community due to its high degree of endemism and extinction threat, fishes are considered a cornerstone in the ecosystem due to their importance as primary and secondary consumers, and for being the main food for other carnivorous species inhabiting this space, such as otters and herons. Moreover, it is known that the high productivity of the Guadalquivir Estuary has an impact on the fisheries of Cádiz Bay.

There are few studies on the ichthyofauna of the Doñana Protected Area and most of them are focused primarily on fish assemblages inhabiting the main channel of the Guadalquivir River. Moreover, the specific information related with fishes from the marshland of Doñana Protected Area is scarce, considered one of the least studied vertebrae groups in this area until the end of the 20th century.

The marshlands of the Doñana Natural Protected Area are all that remain of the ancient Guadalquivir marshlands. The area has been reduced by 80% since the second half of the 20th century, mainly due to land claimed for agricultural purposes. One of the most relevant impacts in this area has been the decrease in water supplying the marshland, which has been reduced to one third of the original influxes in the last few years. Several hydraulic infrastructures were built in order to minimize the effects of this water reduction in the annual hydrological cycle of the marshland, such as raising the levees or natural relief on the perimeter, along the main-stem of the Guadalquivir River (called *Mountain of the River*), or the construction of sluice gates in the intertidal channels connecting the marshland with the river. Because of these infrastructures, the marsh has remained progressively disconnected from the main-stem of the Guadalquivir River, and the result is a marshland with limnetic characteristics, isolated from the intertidal dynamics and estuarine processes typical of the lower reaches of the Guadalquivir River.

Apart from these tidal restrictions, the study area is vulnerable to several other impacts and processes, so that conservation of the biological biodiversity should be a priority in the design and implementation of the management strategies. In spite of the scientific and conservationist interest in fish assemblages, there is an important lack of knowledge about it. We aim to partially fill this gap with the

studies included in this manuscript. The main objectives of this PhD thesis are focused on increasing the information on the composition, structure and dynamic of the ichthyofauna from the Doñana marshland. This information may be essential for the establishment of scientific criteria in the integral management and conservation plans of the Doñana Protected Area and other marshland ecosystems. To that end, three main objectives were set:

1. To feature the ichthyofauna of Doñana Protected Area, including to its historical variation.

- To establish a current checklist of the Doñana fishes, analyzing the conservation status of the species and their composition over time.
- To analyse fish population tendencies based on temporal changes observed regarding presence.
- To establish length-weight relationships for the dominant species in the Doñana marshlands.

2. To describe the composition and structure of the fish community from the marshland of Doñana Protected Area.

- To relate the species and functional guild compositions to how they use the marshland.
- To analyse the temporal and spatial variation of the richness, abundance and biomass of the taxa present.
- To characterise the composition and structure of the fish assemblage from the temporary ponds typical in the Doñana marshland, related to habitat conditions and connectivity.

3. To study the long term impact caused by the tidal restriction on the fish community from the external marsh of the Doñana Protected Area.

- To determine the possible existence of an environmental impact caused by the absence of connectivity and tidal restriction in the external marsh of Doñana and the lower reaches of the Guadalquivir River.
- To compare the composition and structure of the fish assemblage between a tidal restricted marshland and non-restricted marshlands located nearby in the same biogeographical area.

The ichthyofauna of the Doñana Protected Area: checklist and historical variation

The objective of this chapter was to characterise the ichthyofauna of Doñana, including historical variation. Fishes were considered one of the least studied groups of vertebrates in the area until the end of the 20th century. However, in the last few decades, there has been a notable increase in information on the ichthyofauna in there, mainly due to the increase in research projects and implementation of the biological monitoring network from the Biological Station of Doñana. In order to fulfill the objectives, this chapter reviewed relevant information on fishes from the Doñana Protected Area, establishing checklist of fish species. Recent changes were analysed based on references from 1975 to the present, including fish community changes over time and their conservation status.

The study area had a great variability of bodies of water. These bodies of water could be differentiated into two main types of ecosystems according to geomorphological origin: marshlands and the eolian system. Along the eolian system there were several temporal or permanent freshwater bodies of water of different origin that were able to sustain fishes, such as lakes, ponds and streams. Marshlands occupied half of the area, and they had a characteristic hydrological annual cycle that made them fill and dry out every year.

In this diversity of environments, the species checklist of Doñana included at least 34 species (18 families): 25 native and 9 exotic. Families with the greatest number of species were *Cyprinidae*, *Mugilidae* and *Gobiidae*. However, the current situation showed a decrease in species richness with the presence of 28 species (14 families): 19 native and 9 exotic, with *Cyprinidae* showing a major decrease in species numbers. The number of native species tended to decline over time, while exotics showed an increasing tendency in number and distribution inside Doñana Protected Area. In particular, since 2009 three new exotic species have appeared: *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758), *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) and *Ameiurus melas* (Rafinesque, 1820), with two of these species already spread throughout the area. Eighty-three percent of the freshwater species cited since 1975 were endangered, and 3 of these species had not been detected in the last few years and could be considered locally extinct: *Gasterosteus gymnotus* Cuvier, 1829, *Iberochondrostoma lemmingii* (Steindachner, 1866) and *Squalius alburnoides* (Steindachner, 1866). Moreover, the only native catadromous fish, *A. anguilla*, was

critically endangered in a global context. The data showed that native assemblages of the Doñana Protected Area were highly endangered probably due to the increasing pressure from the exotics whose habitats increased against the reduction of specific habitats for of the other species, especially freshwater fish assemblages.

Length–weight relationships for the dominant fish species in the marshlands of the Doñana Protected Area

This chapter complemented the objective of characterising the ichthyofauna of Doñana by studying the length-weight relationships of 13 of the most abundant species in the marshlands of Doñana Protected Area. These species were *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758, *Fundulus heteroclitus* (Linnaeus, 1766), *Gambusia holbrooki* Girard, 1859, *Carassius* sp., *A. anguilla*, *Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758), *Micropterus salmoides* (Lacepède, 1802), *Cobitis paludica* (de Buen, 1930), *Luciobarbus sclateri* (Günther, 1868), *Liza aurata* (Risso, 1810), *Liza ramada* (Risso, 1827), *Liza saliens* (Risso, 1810), and *Mugil cephalus* Linnaeus, 1758.

Individuals for this study were caught between 2003 and 2005 in different parts of the marshland area. The relationships between length and weight were established through linear regression and the results were significant for all species studied. The values of the b exponent were in the range of the common values for fishes, with a maximum value of 3.36 (*Carassius* sp.) and minimum of 2.97 (*L. sclateri*). Three species showed isometric growth (*L. gibbosus*, *L. sclateri* and *L. saliens*), while the other species showed positive allometric growth. Positive allometric growth means that an increase in length causes a higher increase in weight, and individuals of the greatest length are likely to have better somatic condition. This allometric growth may be related with the high productivity in marshlands, which further highlights the importance of these areas for fishes.

Spatial and temporal variation of fish community in the marshland of Doñana Protected Area

This study was conducted in order to examine the composition and structure of the fish assemblages from the marshland of Doñana Protected Area partially fulfilling the second objective of this PhD thesis. A two-year study investigated the spatial and temporal variation in species richness, abundance, biomass and ecological guilds.

Data were obtained from 6 sampling events conducted seasonally at 19 sampling points spread in four habitat types of the marshland. Data were ranked in nMDS plots and resulting groups were analysed with an ANOSIM test to detect significant differences among them. Locality and season were used as factors in the spatial and temporal analysis, respectively. Subsequently, a SIMPER analysis was performed on the groups to identify the species responsible for differentiating between the established groups.

The results obtained from this study showed that the main families in this area were *Mugilidae* and *Cyprinidae*, which accounted for 40.9% of the total species richness (22 species). Fish assemblages were completely dominated by exotic species (6 species), which constituted 96% of the total biomass and 99% of the total abundance. These dominant taxa were *C. carpio*, *F. heteroclitus*, *G. holbrooki* and *Carassius* sp. In terms of ecological guilds, marine migrants and freshwater species dominated in terms of richness, but unlike the fish assemblages found in other European estuaries, Doñana was dominated by freshwater species in both biomass and abundance. The spatial analysis of the assemblage showed four significant fish groups corresponding to habitats established *a priori*. These groups were identified as *external marshland*, *internal marshland*, *ponds* and *streams*, and were related with the gradient of conductivity in the marsh. Patterns of richness, abundance and biomass showed their values growing with conductivity values, so that the values were higher in the *external marsh* and lowest in the *ponds*. Typical species from the *external marshland* were *A. anguilla* and *G. holbrooki*, and these two together with *C. carpio* were featured in the *internal marshland*. The species *G. holbrooki* dominated and was decisive in the differentiation of the *streams* and *ponds* groups. However, assemblages did not show a seasonal pattern as established *a priori*, and the temporal fish groups observed were mainly related to the hydrologic cycle and the extreme drought that occurred during the study period.

Composition and spatial distribution of the fish community in temporal ponds of the marshland of Doñana Protected Area

To continue describing the composition and structure of fish assemblages in Doñana, the typical temporal pond ecosystems from the marshland were studied. This ecosystem is created as a consequence of the characteristic hydrologic cycle of the marshland. In natural conditions, this annual hydrologic cycle begins in

autumn with a phase of progressive freshwater flooding by rainfall and the water coming from the surrounding temporary streams. The highest water levels are reached in winter and spring. After these seasons, the drying phase begins, and the marsh is completely dry from the middle of summer until the next wet period. During the drying phase in the marshland, temporal ponds are created, an ecosystem which were never been studied before in relation to fishes. In this chapter, 26 temporal ponds of the marshland were studied during the summer of 2011, with the purpose of determining the fish composition in them and its structure in relation to environmental and spatial variables.

In each pond physicochemical (conductivity) and environmental variables (vegetation cover, depth, and area) were taken, together with metrics related to the connectivity between ponds and other bodies of water (number of ponds within a radius of 1000 m and distance to other permanent bodies of water). To explore a possible spatial correlation pattern between the ponds, a multivariate, non-parametric correlation analysis was conducted using the geographical coordinates and dependent variable matrices using the RELATE analysis, available in PRIMER software. The relationships between fishes and habitat variables were analysed through BIO-ENV based in correlation analysis.

The fish community in the ponds consisted of 10 species, with exotic species being the most frequent (*C. carpio*, *F. heteroclitus* and *G. holbrooki*) and also contributing the most abundance and biomass. Other native species are adapted to this type of environment, such as *A. baeticus*, which could dominate the fish assemblages within the ponds; however, exotics probably dominate due to their competitive interactions. The existence of spatial correlation between ponds indicated that structure of the fish community varied in relation to its location. This was corrected through the inclusion of spatial variables (connectivity variables). Results of BIO-ENV showed that the connectivity variables (distance to other permanent bodies of water and number of ponds within a radius of 1000 m) were the variables most correlated with the structure of the fish community, and the variables vegetative cover and pond area were also important. The best possible combination of the variables in relation to the distribution patterns of the fish community showed a correlation index of about 50%, while other factors such as predation and the biology of the species could be fundamental mechanisms affecting the fish composition in the temporal ponds of the marshland of Doñana Protected Area.

Effects of the tidal restriction in the marshland of Doñana Protected Area: Impact study on fish community

The construction of hydraulic infrastructures stopping the tidal influxes is a frequent alteration that has been poorly studied in European marshlands. Our study area, as mentioned above, is affected by a modification of the river levee and sluice gates isolating the marshland from the lower reaches of the Guadalquivir Estuary. This study analysed the long term impact caused by the effects of the tidal restriction in the fishes of Doñana to reach the third objective of this PhD thesis. To that end, a *beyond BACI* methodology based on asymmetrical analyses of variance was applied both in univariate (ANOVA) and multivariate (PERMANOVA) contexts. In the multivariate context, nMDS analysis graphics were portrayed to observe differences between groups, and SIMPER analyses were conducted to identified species and functional groups responsible for the differences between impacted sites and controls. Three control marshlands were selected in the Atlantic coast of the Iberian Peninsula, and those were compared with the impacted Doñana marshland.

Univariate and multivariate analyses showed different spatial and temporal variability of the indicators studied in Doñana marshland than in controls, demonstrating an effect of the tidal restriction on the fish community. These differences were consistent in all sampling events and with all indicators analysed, showing significant effects caused by the tidal restriction to the fish assemblages in Doñana marshland in both structural and functional aspects.

In Doñana marshland we observed a lower species richness and higher number of exotic species than in controls. Abundance and biomass values in Doñana were among three to four times higher than in the control marshlands, and the main species differentiating between controls and impacted sites were *C. carpio*, *Carassius* sp., *G. holbrooki*, *F. heteroclitus* and *Pomatoschistus microps* (Krøyer, 1838). Relevant to the estuarine use functional guilds, freshwater and estuarine guilds were dominant in the disturbed marshland, and these same guilds provided the differences between the impacted and control marshlands. On the other side, controls were mainly composed of marine migrant species, and marine stragglers were scarce in controls and absent in the impacted marshland. In relation to the biomass of the feeding mode functional guilds, the controls showed a heterogeneous composition, while the impacted biomass of the fishes in Doñana

was composed mainly of omnivorous species, which were the main guild providing differences between impacted and controls. Macrobenthivore and hyperbenthivore-zooplanktivore guilds were only present in control marshlands. Lastly, in relation to reproductive mode functional guilds, oviparous with pelagic eggs was the dominant guild in all the controls, but the control marshlands were dominated by oviparous species with adhesive eggs.

All these signs of degradation detected in the structure and function of the fish community in the external marsh of Doñana point to a loss in tidal cycle and the absence of connectivity between the marsh and the lower reaches of the Guadalquivir River. These results can be used to develop management tools aimed at reducing the effects of these stressors on the ecosystems, and could be used to improve habitat restoration programs in estuarine zones.

CONCLUSIONS

On the basis of the studies presented in this PhD thesis, with the goal of providing updated information on the composition, structure and dynamics of the ichthyofauna from the Doñana Protected Area, the following general conclusions can be drawn:

1. Historically, the species composition of the Doñana Protected Area showed a total richness of 34 taxa (25 native, 9 exotic; 18 families), considering marine migrant, estuarine, catadromous and freshwater species, but excluding marine straggler species. However, the updated list showed a decrease in fish species richness, with 28 species currently present (19 native, 9 exotic; 14 families).
2. The analysis of the fish population tendency showed a decline in native fish species together with an increase in the number and distribution of exotic species.
3. 83% of the native freshwater taxa cited since 1975 were under risk of extinction in a national context, and three of these species have not been detected in the last fifteen years. Moreover, 75% of the estuarine and catadromous species were threatened on a national or international level.
4. The length-weight relationships were established for 13 of the most common species in Doñana marshland. Most of them showed a positive allometric growth, a sign that highlights the productivity of the marshland and its importance as feeding grounds.
5. The families with the highest number of detected taxa in the marshland were *Mugilidae* and *Cyprinidae*, with the marine migrant and freshwater species being the dominant groups. In contrast to other European estuaries, total abundance and biomass were almost entirely composed of freshwater species.
6. In the marsh area, four invasive exotic taxa dominated significantly in fish abundance (99%) and biomass (96%): *Cyprinus carpio*, *Carassius* sp., *Gambusia holbrooki* and *Fundulus heteroclitus*.

-
7. In relation to the composition and structure of the fish assemblages, 4 zones could be distinguished in the marshland of Doñana Protected Area in relation to the gradient in salinity: *external marshland*, *internal marshland*, *streams* and *ponds*. Species richness, abundance and biomass decrease with increasing distance from the tidal zone, which is next to the main-stem of the Guadalquivir River: *external marshland* > *internal marshland* > *streams* > *ponds*.
 8. The fish assemblage did not show a temporal pattern related to seasons, but fish composition and structure were more related with the hydrologic cycle of the marshland and drought events.
 9. The fish community from temporary ponds was composed of 10 species (5 native, 5 exotic; 7 families), showing a clear dominance by *Cyprinus carpio*, *Fundulus heteroclitus* and *Gambusia holbrooki*. Other native species that could inhabit this kind of environment were almost insignificant components of the composition and structure of the fish community.
 10. The fish community structure in temporal ponds was significantly influenced by proximity and connectivity with other ponds or permanent water bodies. The demography of the species and colonization possibilities would be the most important factor in determining the community inhabiting those ponds; however, habitat characteristics (vegetation cover and area) could have a significant effect as well.
 11. The marshland and temporary pond networks showed a fish assemblage composed mainly of freshwater species; this is an uncommon structure in comparison with other similar ecosystems without tidal restriction. This could indicate habitat degradation related to isolation processes that sustain standing waters and freshwater. Additionally, this degradation could enhance the dominance of exotic invasive species detected in all habitat types and in all periods in the hydrologic cycle.
 12. The structure and composition of the fish assemblage in the *external marsh* area of the Doñana marshland showed significantly different spatial-temporal dynamics than other control studied marshlands with tidal influences, while controls showed similar dynamics for their fish assemblages. In the same manner, abundance and biomass of the Doñana *external marsh* were among three and four times higher than those observed in the rest of the control marshlands; this may be a consequence of the barrier effect caused by the sluice gates located in the intertidal channels together with the effects of the *Mountain of the River*.

13. The influence from the marine migrant species in the composition and dynamics of the fish assemblage in the control marshlands was higher than in Doñana, where the fish assemblage was dominated by highly tolerant freshwater or estuarine exotic species. In relation to feeding habits, the Doñana marshland was dominated by omnivorous generalist species and presented a lower heterogeneity of feeding groups.
14. In sum, the environmental impact analysis carried out showed that the tidal restriction has transformed the study area into a limnetic and freshwater marshland that mostly presents habitats suitable for generalist species that are scarce in other estuaries. The detected impact on the community must be a consequence of the hydraulic infrastructures limiting the connectivity between the marshland and the lower reaches of the Guadalquivir River. Counteraction of this serious disturbance would enhance the recovery of tidal processes and aquatic communities associated with them.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguirre H, Amezcua F, Madrid-Vera J, Soto C. 2008. Length-weight relationship for 21 fish species from a coastal lagoon in the southwestern Gulf of California. *Journal of Applied Ichthyology*, 24(1): 91-92.
- Alcaraz C, Pou-Rovira Q, García-Berthou E. 2008. Use of a flooded salt marsh habitat by an endangered cyprinodontid fish (*Aphanius iberus*). *Hydrobiologia*, 600(1): 177-185.
- Anderson MJ. 2001. Permutation tests for univariate or multivariate analysis of variance and regression. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(3): 626-639.
- Anderson MJ. 2004. DISTLM v.5: a FORTRAN computer program to calculate a distance-based multivariate analysis for a linear model. Department of Statistics, University of Auckland, Auckland. Available at: www.stat.auckland.ac.nz/~mja/Programs.htm
- Anderson MJ, Robinson J. 2003. Generalized discriminant analysis based on distances. *Australian and New Zealand Journal of Statistics*, 45(3): 301-318.
- Anderson MJ, Ter Braak CJF. 2003. Permutation tests for multi-factorial analysis of variance. *Journal of Statistical Computation and Simulation*, 73(2): 85-113.
- Archambault P, Banwell K, Underwood AJ. 2001. Temporal variation in the structure of intertidal assemblages following the removal of sewage. *Marine Ecology Progress Series*, 222: 51-62.
- Arias AM, Drake P. 1985. Estructura de la población y régimen alimentario de *Anguilla anguilla* L., 1758 (Osteichthyes, Anguillidae), en los esteros de San Fernando (Cádiz). *Investigaciones Pesqueras*, 49: 475-491.
- Arias AM, Drake P. 1989. Estructura y densidad de población de *Fundulus heteroclitus* en las salinas de la bahía de Cádiz (SO de España). En: *Acuicultura Intermareal*. Yúfera M (eds.). Instituto de Ciencias Marinas, Andalucía, Cádiz, pp. 259-268.
- Arias AM, Drake P. 1990. Estados alevines y juveniles de la ictiofauna en los caños de las salinas de la Bahía de Cádiz. Instituto de Ciencias Marinas de Andalucía. CSIC. Junta de Andalucía. Cádiz, España, 163 pp.
- Arndt GM, Gessner J, Anders E, Spratte S, Filipiak J, Debus L, Skora K. 2000. Predominance of exotic and introduced species among sturgeons captured from the Baltic and North Seas and their watersheds, 1981-1999. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 16(1-4): 29-36.

- Arribas C. 2009. Biología y Ecología de la angula (*Anguilla anguilla* L., 1758) en el estuario del Guadalquivir. Impacto de su pesca. Tesis Doctoral. Universidad de Córdoba, Córdoba, España, 250 pp.
- Arribas C, Fernández-Delgado C, Oliva-Paterna FJ, Drake P. 2012. Oceanic and local environmental conditions as forcing mechanisms of the glass eel recruitment to the southernmost European estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 107: 46-57.
- Baber MJ, Childers DL, Babbitt KJ, Anderson DH. 2002. Controls on fish distribution and abundance in temporary wetlands. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59(9): 1441-1450.
- Bagenal TB, Tesch FW. 1978. Age and growth. En: *Methods for assessment of fish production in fresh waters*, 3rd edn. Blackwell Scientific Publications (eds.). Oxford, Reino Unido, pp. 101-136.
- Baldó F, Drake P. 2002. A multivariate approach to the feeding habits of small fishes in the Guadalquivir Estuary. *Journal of Fish Biology*, 61(SUPPL. A): 21-32.
- Banarescu PM, Paepke HJ (eds.). 2002. *The Freshwater Fishes of Europe*. Vol. 5/III, Cyprinidae 2, Part III: Carassius to Cyprinus, Gasterosteidae. AULA-Verlag GmbH, Wiebelsheim, pp. 85-179.
- Baptista J, Martinho F, Dolbeth M, Viegas I, Cabral H, Pardal M. 2010. Effects of freshwater flow on the fish assemblage of the Mondego estuary (Portugal): Comparison between drought and non-drought years. *Marine and Freshwater Research*, 61(4): 490-501.
- Barbier EB, Hacker SD, Kennedy C, Koch EW, Stier AC, Silliman BR. 2011. The value of estuarine and coastal ecosystem services. *Ecological Monographs*, 81(2): 169-193.
- Bayán-Jardín BJ. 2006. The paths of water in the marshes: changes in the hydrological network. En: *Doñana water and biosphere*. Doñana 2005 Project-Guadalquivir Hydrologic Basin Authority. García-Novo F, Marín-Cabrera C (coord.). Ministry of the Environment, Madrid, Spain, pp. 151-156.
- Bayán-Jardín B, Dolz-Ripollés J. 1995. Las aguas superficiales y la marisma del Parque Nacional de Doñana. *Revista de Obras Públicas*, 3340: 17-29.
- Benedetti-Cecchi L. 2001. Beyond BACI: Optimization of environmental sampling designs through monitoring and simulation. *Ecological Applications*, 11(3): 783-799.
- Benedetti-Cecchi L, Osio GC. 2007. Replication and mitigation of effects of confounding variables in environmental impact assessment: Effect of marinas on rocky-shore assemblages. *Marine Ecology Progress Series*, 334: 21-35.
- Bernués M. 1990. Limnología de los ecosistemas acuáticos del Parque Nacional de Doñana. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.

-
- Binohlan C, Pauly D. 1998. The length-weight table. En: Fishbase: concepts, design and data sources. Froese R, Pauly D (eds.). ICLARM, Manila, Filipinas, pp. 121–123.
- Blanco S, Romo S, Villena MJ. 2004. Experimental study on the diet of mosquitofish (*Gambusia holbrooki*) under different ecological conditions in a shallow lake. *International Review of Hydrobiology*, 89(3): 250-262.
- Borja F. 2013. La desembocadura del Guadalquivir en la segunda mitad del Holoceno. Síntesis paleogeográfica. En: El asentamiento prehistórico de Valencina de la Concepción (Sevilla): investigación y tutela en el 150 aniversario del Descubrimiento de La Pastora. García L, Vargas JM, Hurtado V, Cruz-Auñón R, Ruiz T (coord). Universidad de Sevilla, Sevilla, pp. 93-112.
- Borja F, Pérez-González A. 2001. Formas y procesos eólicos. En: Evolución reciente de la Geomorfología española (1980-2000). Aportación española a la V Conferencia Internacional de Geomorfología (Tokio, 2001). Gómez-Ortiz A, Pérez-González A (eds.). Madrid, pp. 289-318.
- Boys CA, Williams RJ. 2012. Succession of fish and crustacean assemblages following reinstatement of tidal flow in a temperate coastal wetland. *Ecological Engineering*, 49: 221-232.
- Branco P, Costa JL, Almeida PR. 2008. Conservation Priority Index for Estuarine Fish (COPIEF). *Estuarine and Coastal Shelf Science*, 80: 591-588.
- Breine JJ, Maes J, Quataert P, Van Den Bergh E, Simoens I, Van Thuyne G, Belpaire C. 2007. A fish-based assessment tool for the ecological quality of the brackish Schelde estuary in Flanders (Belgium). *Hydrobiologia*, 575(1): 141-159.
- Britton JR, Boar RR, Grey J, Foster J, Lugonzo J, Harper DM. 2007. From introduction to fishery dominance: The initial impacts of the invasive carp *Cyprinus carpio* in Lake Naivasha, Kenya, 1999 to 2006. *Journal of Fish Biology*, 71(SUPPL. D): 239-257.
- Bromberg-Gedan KB, Silliman BR, Bertness MD. 2009. Centuries of human-driven change in salt marsh ecosystems. *Annual Review of Marine Science*, 1: 117-141.
- Bryant JC, Chabreck RH. 1998. Effects of impoundment on vertical accretion of coastal marsh. *Estuaries*, 21(3): 416-422.
- Butler C, Weis J. 2009. Salt Marshes: A Natural and Unnatural History. Rutgers University Press. Piscataway, NJ, USA, 269 pp.
- Caiola N, De Sostoa A. 2005. Possible reasons for the decline of two native toothcarps in the Iberian Peninsula: Evidence of competition with the introduced Eastern mosquitofish. *Journal of Applied Ichthyology*, 21(4): 358-363.
- Capone TA, Kushlan JA. 1991. Fish community structure in dry-season stream pools. *Ecology*, 72(3): 983-992.

- Castroviejo J. 1993. Memoria del Parque Nacional de Doñana. Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC), Agencia de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía, 133 pp.
- Chapman MG, Underwood AJ, Skilleter GA. 1995. Variability at different spatial scales between a subtidal assemblage exposed to the discharge of sewage and two control assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 189(1-2): 103-122.
- Chícharo MA, Chícharo L, Morais P. 2006. Inter-annual differences of ichthyofauna structure of the Guadiana estuary and adjacent coastal area (SE Portugal/SW Spain): Before and after Alqueva dam construction. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 70(1-2): 39-51.
- Clarke KR. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18(1): 117-143.
- Clarke KR, Ainsworth M. 1993. A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Marine Ecology Progress Series*, 92(3): 205-219.
- Clarke KR, Gorley RN. 2006. PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth.
- Clarke KR, Warwick RM. 2001. Change in marine communities: An approach to statistical analysis and interpretation. Second edition. Plymouth Marine Laboratory, UK.
- Classen TEA. 1936. Notas preliminares sobre la biología y aprovechamiento del esturión en el Guadalquivir. Ministerio de agricultura, industria y comercio. Dirección General de la Marina Civil y Pesca. Publicaciones de la Sección de Pesca, Ministerio de Agricultura, Industria y Comercio, ser. 1, 2: 15-41.
- Classen TEA. 1944. Estudio bio-estadístico del Esturión o sollo del Guadalquivir (*Acipenser sturio*). Trabajos del Ministerio de Marina. Instituto Español de Oceanografía. Nº 19. Madrid, 112 pp.
- Classen TEA. 1947. Notas sobre el sollo o esturión del Guadalquivir. *Montes*, 15: 256-262.
- Clavel J, Julliard R, Devictor V. 2011. Worldwide decline of specialist species: Toward a global functional homogenization?. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(4): 222-228.
- Clavero M, García-Berthou E. 2005. Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(3): 110.
- Clavero M, Blanco-Garrido F, Prenda J. 2006. Monitoring small fish population in streams: A comparison of four passive methods. *Fisheries Research* 78(2-3): 243-251.
- Clavero M, Blanco-Garrido F, Prenda J. 2007. Population and microhabitat effects of interspecific interactions on the endangered Andalusian toothcarp (*Aphanius baeticus*). *Environmental Biology of Fishes*, 78(2): 173-182.

-
- Clavero M, Hermoso V, Levin N, Kark S. 2010. Geographical linkages between threats and imperilment in freshwater fish in the Mediterranean Basin. *Diversity and Distributions*, 16(5): 744-754.
- Clemente L, Siljeström P, García LV. 1993. Evolución geo-edáfica del sistema eólico del Parque Nacional de Doñana durante el Holoceno. *El Cuaternario en España y Portugal*, 2: 955.
- Clemente L, Siljeström P, Rodríguez A. 1997. Relación suelo-geomorfología en el Parque Nacional de Doñana. *Cuaternario y Geomorfología*, 11(1-2): 33-42.
- Clemente L, García LV, Espinar JL, Cara JS, Moreno A. 2004. Las marismas del Parque Nacional de Doñana. *Investigación y Ciencia*, Mayo: 72-83.
- Cobo D, Sánchez E, García P. 2002. Flora y Vegetación. En: Parque Nacional de Doñana. Canseco (eds.). Talavera de la Reina, España, pp. 110-174.
- Cohen AN, Carlton JT. 1995. Nonindigenous aquatic species in a United States estuary: A case study of the biological invasions of the San Francisco Bay and Delta. Report for the United States Fish and Wildlife Service, Washington D.C and the National Sea Grant College Program Connecticut Sea Grant. <https://nas.er.usgs.gov/Publications/SFBay/sfinvade.html>.
- Cordón R, Cabrera F, Díaz E, de Arambarri P. 1987. Contenido de metales pesados en *Crassostrea angulata*, *Dicentrarchus labrax* y *Mugil auratus* de los estuarios de los ríos Guadalquivir y Barbate. *Limnetica*, 3: 159-164.
- Costa MJ, Cabral HN, Drake P, Economou AN, Fernández-Delgado C, Gordo L, Marchand J, Thiel R. 1992. Recruitment and production of commercial species in estuaries. En: *Fishes in estuaries*. Elliott M, Hemingway KL (eds.). Blackwell Science Ltd, Oxford, UK, pp. 54-104.
- Costa MJ, Vasconcelos R, Costa JL, Cabral HN. 2007. River flow influence on the fish community of the Tagus estuary (Portugal). *Hydrobiologia*, 587(1): 113-123.
- Costello M, Elliott E, Thiel R. 2002. Endangered and rare species. En: *Fishes in estuaries*. Elliott M, Hemingway KL. (eds.). Blackwell Science Ltd, Oxford, UK, pp. 217-262.
- Courrat A, Lobry J, Nicolas D, Laffargue P, Amara R, Lepage M, Girardin M, Le Pape O. 2009. Anthropogenic disturbance on nursery function of estuarine areas for marine species. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 81(2): 179-190.
- Couvillion BR, Beck H. 2013. Marsh collapse thresholds for coastal Louisiana estimated using elevation and vegetation index data. *Journal of Coastal Research*, 63(SPL.ISSUE): 58-67.

- Crain CM, Gedan KB, Dionne M. 2009. Tidal restrictions and mosquito ditching in New England marshes. En: Human Impacts on Salt Marshes: A Global Perspective. Silliman BR, Grosholz ED, Bertness MD (eds.). University of California Press, pp. 149-171.
- Crane JR, Solomon AE (eds.). 2010. Estuaries: Types, movement patterns and climatical impacts. Nova Science Publishers, Inc. Hauppauge, NY, USA, 349 pp.
- Currie DJ. 2007. Disentangling the roles of environment and space in ecology. *Journal of Biogeography*, 34(12): 2009-2011.
- Custodio E, Manzano M, Montes C. 2008. Perspectiva general del papel y gestión de las aguas subterráneas en el área de Doñana, Sudoeste de España. *Boletín Geológico y Minero*, 119(1): 81-92.
- Dauvin JC. 2007. Paradox of estuarine quality: Benthic indicators and indices, consensus or debate for the future. *Marine Pollution Bulletin*, 55(1-6): 271-281.
- Davy AJ, Bakker JP, Figueroa ME. 2009. Human modification of European salt marshes. En: Human impacts on salt marshes: A global perspective. Silliman BR, Grosholz ED, Bertness MD (eds.). University of California Press, pp. 311-377.
- Day JH. 1980. What is an estuary? *South African Journal of Science*, 76(8): 341.
- Day JW, Hall CAS, Kemp WM, Yáñez-Arancibia A. 1989. *Estuarine Ecology*. John Wiley & Sons, Inc. USA, 558 pp.
- De Meester L, Declerck S, Stoks R, Louette G, Van De Meutter F, De Bie T, Michels E, Brendonck L. 2005. Ponds and pools as model systems in conservation biology, ecology and evolutionary biology. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 15(6): 715-725.
- De Miguel RJ. 2013. Las comunidades de peces del Río Guadalquivir. Tesis Doctoral. Universidad de Córdoba, Córdoba, 196 pp.
- De Miguel RJ, Oliva-Paterna FJ, Gálvez-Bravo L, Fernández-Delgado C. 2013. Habitat quality affects the condition of *Luciobarbus sclateri* in the Guadiamar River (SW Iberian Peninsula): Effects of disturbances by the toxic spill of the Aznalcóllar mine. *Hydrobiologia*, 700(1): 85-97.
- Del Moral-Ituarte, L. 1991. La obra Hidráulica en la Cuenca Baja del Guadalquivir (Siglos XVIII-XX). *Gestión del agua y organización del territorio*. Consejería de Obras Públicas y Transportes-Universidad de Sevilla. 591 pp.
- Delgado JV, Alonso A, Camacho ME, Lobillo J, Selma JM. 1991. Cytotaxonomy of a Cyprinodontid (Teleostei, Cyprinodontidae) population in southwestern Spain. Doñana, *Acta Vertebrata*, 18(2): 251-257.
- Delgado JV, Moreno-Millán M. 1988. Chromosomes of *Valencia lozanoi* (Pisces: Cyprinodontidae). *Cytobios*, 54: 149-152.

-
- Dewitt JW. 1975. Coto de Doñana and las Marismas. Fishes and fish habitats. Informe IUCN/WWF Nº 1171. Morges. Switzerland (inédito), 51 pp.
- Díaz-Paniagua C. 1990. Temporary ponds as breeding sites of amphibians at a locality in southwestern Spain. *Herpetological Journal*, 1: 447-453.
- Díaz-Paniagua C, Gómez-Rodríguez C, Portheault A, De Vries W. 2005. Los anfibios de Doñana. Organismo Autónomo de Parques Nacionales (eds). España, 191 pp.
- Díaz-Paniagua C, Gómez-Rodríguez C, Portheault A, De Vries W. 2006. Distribución de los anfibios del Parque Nacional de Doñana en función de la abundancia y densidad de los hábitats de reproducción. *Revista Española de Herpetología*, 20:17-30.
- Dibble KL, Meyerson LA. 2012. Tidal Flushing Restores the Physiological Condition of Fish Residing in Degraded Salt Marshes. *PLoS ONE* 7: e46161.
- Díez-Minguíto M, Baquerizo A, Ortega-Sánchez M, Navarro G, Losada MA. 2012. Tide transformation in the Guadalquivir estuary (SW Spain) and process-based zonation. *Journal of Geophysical Research C: Oceans* 117: c03019
- Doadrio I. 2002. Atlas y libro rojo de los peces continentales de España. Dirección General de la Conservación de la Naturaleza, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, 374 pp.
- Dolbeth M, Martinho F, Freitas V, Costa-Dias S, Campos J, Pardal MA. 2010. Multi-year comparisons of fish recruitment, growth and production in two drought-affected Iberian estuaries. *Marine and Freshwater Research*, 61(12): 1399-1415.
- Domezain A. 1997. Recuperación del Esturión en el Guadalquivir. Manuscrito. 48 págs. y II Anexos. Colegio Oficial de Biólogos.
- Domezain A. 1999. ¿Por qué tanto interés en retrasar el plan de recuperación del esturión del Guadalquivir? *Quercus*, 161: 62-65.
- Domezain A, Soriger MC, De la Herrán MC, Garrido-Ramos MA, Ruiz-Rejón M, Hernando JA. 1996. El esturión como una herramienta válida para el desarrollo sostenible. Ier Congreso Ibérico de Biólogos Ambientalistas. Lisboa.
- Domínguez L. 2002. Ictiofauna. En: Parque Nacional de Doñana. Canseco (eds.) Talavera de la Reina, España, pp. 195-212.
- Doody JP. 2008. Saltmarsh conservation, management and restoration: coastal systems and continental margins. Springer. Dordrecht, NLD, 236 pp.
- Drake P, Arias AM. 1991. Composition and seasonal fluctuations of the ichthyoplankton community in a shallow tidal channel of Cadiz Bay (SW Spain). *Journal of Fish Biology* 39: 245-263.
- Drake P, Arias AM, Baldó F, Cuesta JA, Rodríguez A, Silva-García A, Sobrino I, García-González D, Fernández-Delgado C. 2002. Spatial and temporal variation of the nekton

- and hyperbenthos from a temperate European estuary with regulated freshwater inflow. *Estuaries*, 25(3): 451-468.
- Drake P, Baldó F, Cuesta JA, García-González D, Silva-García A, Arias AM, Rodríguez A, Sobrino I, Fernández-Delgado C. 1999. Initial effects of the toxic waste spill (Aznalcóllar mine accident) on the aquatic macrofauna of the Guadalquivir Estuary. *Science of the Total Environment*, 242 (1-3): 271-280.
- Duarte C, Montes C, Agustí S, Martino P, Bernués, Kalff J. 1990. Biomasa de macrófitos acuáticos en la marisma del Parque Nacional de Doñana (SW España): Importancia y factores ambientales que controlan su distribución. *Limnetica* 6: 1-12.
- Dudgeon D, Arthington AH, Gessner MO, Kawabata ZI, Knowler DJ, Lévêque C, Naiman RJ, Prieur-Richard AH, Soto D, Stiassny MLJ, Sullivan CA. 2006. Freshwater biodiversity: Importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 81(2): 163-182.
- Eberhardt AL, Burdick DM, Dionne M. 2011. The effects of road culverts on nekton in New England salt marshes: implications for tidal restoration. *Restoration Ecology*, 19(6): 776-785.
- Elliott M, Dewailly F. 1995. The structure and components of European estuarine fish assemblages. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology*, 29(3-4): 397-417.
- Elliott M, Hemingway KL. 2002. *Fishes in Estuaries*. Blackwell Science. Oxford, UK, 636 pp.
- Elliott M, Quintino V. 2007. The Estuarine Quality Paradox, Environmental Homeostasis and the difficulty of detecting anthropogenic stress in naturally stressed areas. *Marine Pollution Bulletin*, 54(6): 640-645.
- Elliott M, Whitfield AK, Potter IC, Blaber SJM, Cyrus DP, Nordlie FG, Harrison TD. 2007. The guild approach to categorizing estuarine fish assemblages: A global review. *Fish and Fisheries*, 8(3): 241-268.
- Elvira B. 1990. Llamada de urgencia para un plan de recuperación del esturión en España. *Quercus*, 51:18-20.
- Elvira B. 1996. En lista roja: El esturión. *Biológica*, 1: 76-77.
- Elvira B, Almodóvar A. 1993. Notice about the survival of sturgeon (*Acipenser sturio* L., 1758) in the Guadalquivir estuary (S.W. Spain). *Archiv für Hydrobiologie*, 129(2): 253-255.
- Elvira B, Almodóvar A, Lobón-Cerviá J. 1991a. Sturgeon (*Acipenser sturio* L., 1758) in Spain. The population of the river Guadalquivir: a case history and a claim for a restoration programme. En: Williot P (Eds.). *Acipenser*. CEMAGREF publ, pp. 337-342.

-
- Elvira B, Almodóvar A, Lobón-Cerviá J. 1991b. Recorded distribution of sturgeon (*Acipenser sturio* L., 1758) in the Iberian Peninsula and actual status in Spanish waters. *Archiv für Hydrobiologie*, 121(2): 253-258.
- Escalera-Vázquez LH, Zambrano L. 2010. The effect of seasonal variation in abiotic factors on fish community structure in temporary and permanent pools in a tropical wetland. *Freshwater Biology*, 55(12): 2557-2569.
- Espinar JL, García LV, García-Murillo P, Toja J. 2002. Submerged macrophyte zonation in a Mediterranean salt marsh: A facilitation effect from established helophytes? *Journal of Vegetation Science*, 13(6): 831-840.
- Fahd K, Arechederra A, Florencio M, León D, Serrano L. 2009. Copepods and branchipods of temporary ponds in the Doñana Natural Area (SW Spain): a four decade record (1964-2007). *Hydrobiologia*, 634: 219-230.
- Fairbridge R. 1980. The estuary: its definition and geodynamic cycle. En: *Chemistry and Geochemistry of Estuaries*. Olausson E, Cato I (eds.). John Wiley and Son, New York, pp. 1-35.
- Fernández-Delgado C. 1987. Ictiofauna del estuario del Guadalquivir: su distribución y biología de las especies sedentarias. Tesis doctoral. Universidad de Córdoba. Córdoba, 152 pp.
- Fernández-Delgado C. 1989a. Life-history patterns of the salt-marsh killifish *Fundulus heteroclitus* (L.) introduced in the estuary of the Guadalquivir River (South West Spain). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 29(6): 573-582.
- Fernández-Delgado C. 1989b. Life-history patterns of the mosquito-fish, *Gambusia affinis*, in the estuary of the Guadalquivir River of south-west of Spain. *Freshwater Biology*, 22(3): 395-404.
- Fernández-Delgado C. 1990. Life history patterns of the common carp, *Cyprinus carpio*, in the estuary of the Guadalquivir River in South-West Spain. *Hydrobiologia*, 206(1): 19-28.
- Fernández-Delgado C. 1996. Pesca incontrolada en el estuario del Guadalquivir. *Trofeo Pesca*, 35: 74-77.
- Fernández-Delgado C. 1999. ¿Plan de recuperación o plan de explotación del esturión de Andalucía?. *Quercus*, 158: 64-65.
- Fernández-Delgado C. 2005. Conservation Management of an European Natural Area. Doñana National Park, Spain. En: *Principles of Conservation Biology*. Third Edition. Groom MJ, Meffe GK, Carroll CR (eds.). Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachussets, USA, pp. 536-543.

- Fernández-Delgado C. 2006. Doñana Fish Species. En: Doñana water and biosphere. García-Novo F y Marín-Cabrera C (coord.). Doñana 2005 Project-Guadalquivir Hydrologic Basin Authority. Ministry of the Environment, Madrid, Spain, pp. 237-242.
- Fernández-Delgado C, Baldó F, Vilas C, García-González D, Cuesta JA, González-Ortegón E, Drake P. 2007. Effects of the river discharge management on the nursery function of the Guadalquivir river estuary (SW Spain). *Hydrobiologia*, 587(1): 125-136.
- Fernández-Delgado C, Doadrio I, González-Carmona JA, Torralva M, Utrilla CG, Oliva FJ, Gutiérrez JC, Martínez R, Arribas C, García-González D, Guarnizo P, Salvatierra E, Saldaña T, Gómez A. 1998. Localización, estado de conservación y plan de recuperación de las poblaciones del género *Lebias* en la Comunidad Autónoma Andaluza. Memoria final. 3 vols. Convenio Consejería de Medio Ambiente-Universidad de Córdoba.
- Fernández-Delgado C, Drake P, Arias A, García D. 2000. Peces de Doñana y su entorno. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid, 272 pp.
- Fernández-Delgado C, Elvira B. 2004. Peces. En: La Red de Parques Nacionales de España. Organismo Autónomo de Parques Nacionales (eds.). España, 507 pp.
- Fernández-Delgado C, Hernando JA, Herrera M, Bellido M. 1986. Sobre el status taxonómico del género *Valencia* Myers, 1928 en el suroeste de Iberia. Doñana, *Acta Vertebrata*, 13: 161-163.
- Fernández-Delgado C, Hernando JA, Herrera M, Bellido M. 1988a. Age, growth and reproduction of *Aphanius iberus* (Cuv. & Val., 1846) in the lower reaches of the Guadalquivir River (South-West Spain). *Freshwater Biology*, 20(2): 227-234.
- Fernández-Delgado C, Hernando JA, Herrera M, Bellido M. 1988b. Life-history patterns of the sandsmelt *Atherina boyeri* Risso, 1810 in the estuary of the Guadalquivir River, Spain. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 27(6): 697-706.
- Fernández-Delgado C, Hernando JA, Herrera M, Bellido M. 1989. Age and growth of yellow eels, *Anguilla anguilla*, in the estuary of the Guadalquivir River (South-West Spain). *Journal of Fish Biology*, 34(4): 561-570.
- Fernández-Delgado C, Herrera M, Sánchez-Polaina FJ, Ariza JC. 1994. Inventario de las especies de peces del Parque Nacional de Doñana. Biología, ecología y conservación. Memoria Final. 2 Vols. Instituto para la Conservación de la Naturaleza (ICONA).
- Fernández-Delgado C, Rincón PA, Gálvez-Bravo L, De Miguel RJ, Oliva-Paterna FJ, Pino E, Ramiro A, Moreno-Valcárcel R, Peña JP. 2014. Distribución y estado de conservación de los peces dulceacuícolas del río Guadalquivir. Principales áreas fluviales para su

-
- conservación. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. Confederación Hidrográfica del Guadalquivir, Sevilla, 275 pp.
- Fernández-Pasquier V. 1998. El esturión, un pez en gravísimo peligro de extinción. *Quercus*, 150: 35-40.
- Ferraris J, Pelletier D, Kulbicki M, Chauvet C. 2005. Assessing the impact of removing reserve status on the Aore Reef fish assemblage in New Caledonia. *Marine Ecology Progress Series*, 292: 271-286.
- Florencio M, Serrano L, Gómez-Rodríguez C, Millán A, Díaz-Paniagua C. 2009. Inter- and intra-annual variations of macroinvertebrate assemblages are related to the hydroperiod in Mediterranean temporary ponds. *Hydrobiologia*, 634: 167-183.
- Franco A, Elliott M, Franzoi P, Torricelli P. 2008. Life strategies of fishes in European estuaries: The functional guild approach. *Marine Ecology Progress Series*, 354: 219-228.
- Franco A, Pérez-Ruzafa A, Drouineau H, Franzoi P, Koutrakis ET, Lepage M, Verdiell-Cubedo D, Bouchoucha M, López-Capel A, Riccato F, Sapounidis A, Marcos C, Oliva-Paterna FJ, Torralva-Forero M, Torricelli P. 2012. Assessment of fish assemblages in coastal lagoon habitats: Effect of sampling method. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 112: 115-125.
- França S, Costa MJ, Cabral HN. 2009. Assessing habitat specific fish assemblages in estuaries along the Portuguese coast. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 83(1): 1-12.
- French P. 1997. *Coastal and Estuarine Management*. Routledge. Londres, GBR, 268 pp.
- Freyhof J, Brooks E. 2011. *European Red List of Freshwater Fishes*. Luxembourg: Publications Office of the European Union. 72 pp.
- Froese R. 2006. Cube law, condition factor and weight-length relationships: History, meta-analysis and recommendations. *Journal of Applied Ichthyology*, 22(4): 241-253.
- Froese R, Pauly D (eds). 2014. *FishBase*. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version (04/2014).
- Galindo MD, Serrano L, Segers H, Mazuelos N. 1994. *Lecane donyanaensis* n. sp. (Rotifera: Monogonanta, Lecanidae) from Doñana National Park (Spain). *Hydrobiologia*, 284: 235-239.
- Gandolfi HA. 1924. Observaciones sobre la edad y el crecimiento de la anguila del Guadalquivir, en Sevilla. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*: 357-362.
- García L, Ibáñez F, Garrido Guil H, Arroyo JL, Máñez M, Calderón J. 2004. *Anuario Ornitológico de Doñana Nº 1*. Septiembre 1999 - agosto 2001. Ayuntamiento de Almonte (eds.). Huelva, España, 188 pp.

- García-Berthou E. 2007. The characteristics of invasive fishes: What has been learned so far? *Journal of Fish Biology*, 71(SUPPL. D): 33-55.
- García-Berthou E, Fernández-Delgado C, Pou Q, Boix D, Moreno-Amich R. 1999. Edad y crecimiento del fartet (*Lebias ibera*): comparación entre las poblaciones del Ampurdán (Cataluña) y del río Guadalquivir (Andalucía). En: *Peces Ciprinodóntidos ibéricos Fartet y Samaruc*. Monografía. Conselleria de Medio Ambiente. Generalitat de Valencia. Valencia, España, pp. 235-251.
- García-González D. 2005. Dinámica de la comunidad de peces en la zona de cría y engorde del estuario del Guadalquivir: patrones de distribución y reclutamiento. Tesis Doctoral. Universidad de Córdoba. Córdoba, 213 pp.
- García-Isarch E, Juárez A, Ruiz J, Romero Z, Jimenez P, Baldó F. 2006. Spawning and nursery habitat of the wedge sole *Dicologlossa cuneata* (Moreau, 1881) in the Gulf of Cádiz (SW Spain). *Scientia Marina*, 70(SUPPL. 2): 123-136.
- García-Murillo, Fernández-Zamudio R, Cirujano S, Sousa A, Nieto I, Andújar J, León D. 2007. Flora y vegetación de la marisma de Doñana en el marco del proyecto de restauración ecológica Doñana 2005. *Limnetica*, 26(2): 319-330.
- García-Novo F. 1994. Informe sobre el estado de la Reserva de la Biosfera de Doñana. García-Novo F (eds.). Comité Español del Programa MAB de la UNESCO.
- García-Novo M, Marín-Cabrera C. 2006. Doñana water and biosphere. Doñana 2005 Project-Guadalquivir Hydrologic Basin Authority. Ministry of the Environment, Spain, Madrid, 77-94 pp.
- García-Novo F, Martín-Vicente A, Toja-Santillana J. 2007. La frontera de Doñana. Secretariado de publicaciones de la Universidad de Sevilla (eds.). Sevilla, España, 317 pp.
- García-Viñas JI, Mintegui-Aguirre JA, Robredo-Sánchez JC. 2005. La vegetación en la marisma del Parque Nacional de Doñana en relación con su régimen hidráulico. Organismo Autónomo de Parques Nacionales (eds.). Madrid, España, 297 pp.
- García de Lomas J, Dana ED, López-Santiago J, González R, Ceballos G, Ortega F. 2009. First record of the North American black bullhead *Ameiurus melas* (Rafinesque, 1820) in the Guadalquivir Estuary (Southern Spain). *Aquatic Invasions*, 4(4): 719-723.
- Garrido-Ramos MA, Soriguer MC, De la Herrán R, Jamilena M, Ruiz-Rejón C, Domezain A, Hernando JA, Ruiz-Rejón M. 1997. Morphometric and genetic analysis as proof of the existence of two sturgeon species in the Guadalquivir river. *Marine Biology*, 129: 33-39.
- Gaston KJ, Chown SL. 2005. Neutrality and the niche. *Functional Ecology*, 19(1): 1-6.

-
- Glasby TM. 1997. Analysing data from post-impact studies using asymmetrical analyses of variance: A case study of epibiota on marinas. *Austral Ecology*, 22(4): 448-459.
- Gómez-Caruana, F, Peiró S, Sánchez-Artal S. 1984. Descripción de una nueva especie de pez continental ibérico, *Valencia lozanoi* n. sp. (Pisces, Cyprinodontidae). *Boletín de la Estación Central de Ecología*, 13(25): 67-74.
- Gómez-Rodríguez C, Díaz-Paniagua C, Bustamante J. 2011. Cartografía de lagunas temporales del Parque Nacional de Doñana. Agencia Andaluza de Medio Ambiente y Agua, Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía (eds.). España, 56 pp.
- González M. 2006. The decisive years. The role of Doñana in the history of conservation. En: Doñana water and biosphere. García-Novo F y Marín-Cabrera C (coord.). Doñana 2005 Project-Guadalquivir Hydrologic Basin Authority. Ministry of the Environment, Madrid, Spain, pp. 95-100.
- González MC, Baluja G, Hernández LM, Fernández-Aceytuno MC, Rico MC. 1984. Contaminación organoclorada y metálica en organismos acuáticos del Parque Nacional de Doñana. *Revista de Agroquímica y Tecnología de Alimentos*, 24(2): 221-232.
- González-Ortegón E, Subida MD, Arias AM, Baldó F, Cuesta JA, Fernández-Delgado C, Vilas C, Drake P. 2012. Nekton response to freshwater inputs in a temperate European Estuary with regulated riverine inflow. *Science of the Total Environment*, 440: 261-271.
- González de Arteaga J. 1993. Las marismas del Guadalquivir, etapas de su aprovechamiento económico. C. P. Antonio Cuevas. Coria del Río (eds.). Sevilla, España, 375 pp.
- Green BC, Smith DJ, Earley SE, Hepburn LJ, Underwood GJC. 2009. Seasonal changes in community composition and trophic structure of fish populations of five salt marshes along the Essex coastline, United Kingdom. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 85(2): 247-256.
- Green BC, Smith DJ, Underwood GJC. 2012. Habitat connectivity and spatial complexity differentially affect mangrove and salt marsh fish assemblages. *Marine Ecology Progress Series*, 466: 177-192.
- Gutiérrez-Estrada JC, Prenda J, Oliva F, Fernández-Delgado C. 1998. Distribution and habitat preferences of the introduced mummichog *Fundulus heteroclitus* (Linnaeus) in South-Western Spain. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 46(6): 827-835.
- Gutiérrez-Rodríguez F. 1962. El esturión del río Guadalquivir. Ministerio de Agricultura. Dirección general de montes, caza y pesca fluvial. Servicio nacional de pesca fluvial. Folleto informativo Nº 5, 58 pp.

- Halpern BS, Walbridge S, Selkoe KA, Kappel CV, Micheli F, D'Agrosa C, Bruno JF, Casey KS, Ebert C, Fox HE, Fujita R, Heinemann D, Lenihan HS, Madin EMP, Perry MT, Selig ER, Spalding M, Steneck R, Watson R. 2008. A global map of human impact on marine ecosystems. *Science*, 319(5865): 948-952.
- Hampel H, Cattrijsse A, Vincx M. 2003. Tidal, diel and semi-lunar changes in the faunal assemblage of an intertidal salt marsh creek. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 56(3-4): 795-805.
- Harrington Jr RW, Harrington ES. 1982. Effects on fishes and their forage organisms of impounding a Florida salt marsh to prevent breeding by salt marsh mosquitoes. *Bulletin of Marine Science*, 32(2): 523-531.
- Harrison TD, Ramm AEL, Cerff EC. 1986. A low-cost effective trap for use in sampling aquatic fauna. *Aquaculture*, 58(1-2): 145-149.
- Helfman GS. 2007. *Fish Conservation*. Island Press (eds.). Washington, USA, 608 pp.
- Hermoso V, Clavero M. 2011. Threatening processes and conservation management of endemic freshwater fish in the Mediterranean basin: A review. *Marine and Freshwater Research*, 62(3): 244-254.
- Hermoso V, Clavero M, Blanco-Garrido F, Prenda J. 2011. Invasive species and habitat degradation in Iberian streams: An analysis of their role in freshwater fish diversity loss. *Ecological Applications*, 21(1): 175-188.
- Hernando JA. 1975a. Notas sobre distribución de los peces fluviales en el Suroeste de España. Doñana, *Acta Vertebrata*, 2(2): 263-264.
- Hernando JA. 1975b. Nuevas localidades de *Valencia hispanica* (Pisces: Cyprinodontidae) en el suroeste de España. Doñana, *Acta Vertebrata*, 2(2): 265-267.
- Hernando JA. 1978. Estructura de la comunidad de peces de la Marisma del Guadalquivir. Tesis Doctoral. Universidad de Sevilla. Sevilla, 383 pp.
- Hernando JA, Pareja LC. 1974a. Primera captura de la lamprea (*Petromyzon marinus* L.) en las Marismas del Guadalquivir. Doñana, *Acta Vertebrata* 1:1-5.
- Hernando JA, Pareja LC. 1974b. Primera cita de la perca americana o "black bass" *Micropterus salmoides* Lacepede, en las marismas del Guadalquivir. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural. Sección Biología*, 72: 241-242.
- Hulme PE. 2014. Bridging the knowing-doing gap: Know-who, know-what, know-why, know-how and know-when. *Journal of Applied Ecology*. In press.
- IUCN. 2012. *IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1. Second edition*. Gland, Switzerland and Cambridge, UK, 32 pp.
- IUCN. 2014. *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2*. <<http://www.iucnredlist.org>>. Downloaded on 24 July 2014.

-
- Junta de Andalucía. 2005. Estudio previo para la delimitación de una reserva de pesca en la desembocadura del Guadalquivir. Consejería de Agricultura y Pesca (eds.). 215 pp.
- Junta de Andalucía. 2014. REDIAM. Sectores biogeográficos de Andalucía a escala de detalle (1:10000). Disponible en: www.juntadeandalucia.es.
- Kang SR, King SL. 2013. Effects of hydrologic connectivity and environmental variables on nekton assemblage in a coastal marsh system. *Wetlands*, 33: 321-334.
- Keller C, Díaz-Paniagua C, Andreu A, Bravo MA. 1995. Distribution of freshwater turtles in the Doñana National Park (SW Spain), Implications for the management of an isolated population. *Proceedings of the International Congress of Chelonian Conservation*: 192-195.
- Kennard MJ, Arthington AH, Pusey BJ, Harch BD. 2005. Are alien fish a reliable indicator of river health?. *Freshwater Biology* 50, 174-193.
- Kennish MJ. 2001. Coastal salt marsh systems in the U.S.: A review of anthropogenic impacts. *Journal of Coastal Research*, 17(3): 731-748.
- Kettle AJ, Asbjørn Vøllestad L, Wibig J. 2011. Where once the eel and the elephant were together: Decline of the European eel because of changing hydrology in southwest Europe and northwest Africa?. *Fish and Fisheries*, 12(4): 380-411.
- King M. 2007. *Fisheries Biology, Assessment and Management*, 2nd edn. Wiley-Blackwell. Oxford, Reino Unido, 400 pp.
- Kottelat M, Freyhof J (eds.). 2007. *Handbook of the European Freshwater Fishes*. Germany, 646 pp.
- Kroon FJ, Ansell DH. 2006. A comparison of species assemblages between drainage systems with and without floodgates: Implications for coastal floodplain management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 63(11): 2400-2417.
- Labar GW, Hernando JA, Fernández-Delgado C. 1987. Local movements and population size of European eels, *Anguilla anguilla*, in a small lake in southwestern Spain. *Environmental Biology of Fishes*, 19 (2): 111-117.
- Lardicci C, Rossi F, Maltagliati F. 1999. Detection of thermal pollution: Variability of benthic communities at two different spatial scales in an area influenced by a coastal power station. *Marine Pollution Bulletin*, 38(4): 296-303.
- Lasne E, Lek S, Laffaille P. 2007. Patterns in fish assemblages in the Loire floodplain: The role of hydrological connectivity and implications for conservation. *Biological Conservation*, 139(3-4): 258-268.
- Lercari D, Bergamino L. 2011. Impacts of two invasive mollusks, *Rapana venosa* (Gastropoda) and *Corbicula fluminea* (Bivalvia), on the food web structure of the Río

- de la Plata estuary and nearshore oceanic ecosystem. *Biological Invasions*, 9: 2053-2061.
- Leunda LC. 2010. Impacts of non-native fishes on Iberian freshwater ichthyofauna: Current knowledge and gaps. *Aquatic Invasions*, 5(3): 239-262.
- Lin C, Wood M, Haskins P, Ryffel T, Lin J. 2004. Controls on water acidification and deoxygenation in an estuarine waterway, eastern Australia. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 61: 55-63.
- Liu M, De Mitcheson YS. 2008. Profile of a fishery collapse: Why mariculture failed to save the large yellow croaker. *Fish and Fisheries*, 9(3): 219-242.
- Lobry J, Mourand L, Rochard E, Elie P. 2003. Structure of the Gironde estuarine fish assemblages: A comparison of European estuaries perspective. *Aquatic Living Resources*, 16(2): 47-58.
- Lozano-Rey L. 1935. Los peces fluviales de España. *Memorias de la Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, serie de Ciencias Naturales*, 11: 1-839.
- Lucas MC, Baras E. 2000. Methods for studying spatial behaviour of freshwater fishes in the natural environment. *Fish and Fisheries*, 1: 283-316.
- Luisetti T, Turner RK, Jickells T, Andrews J, Elliott M, Schaafsma M, Beaumont N, Malcolm S, Burdon D, Adams C, Watts W. 2014. Coastal zone ecosystem services: From science to values and decision making; a case study. *Science of the Total Environment*, 493: 682-693.
- Machado A, Núñez A. 1857. Catálogo de los peces que habitan o frecuentan las costas de Cádiz y Huelva y con inclusión del río Guadalquivir. Imprenta española y extranjera. Sevilla, 29 pp.
- Madoz P. 1848. *Diccionario geográfico-estadístico de España*. Tomo IX. Madrid.
- Maes J, Van Damme S, Meire P, Ollevier F. 2004. Statistical modeling of seasonal and environmental influences on the population dynamics of an estuarine fish community. *Marine Biology*, 145(5): 1033-1042.
- Magoulick DD. 2000. Spatial and temporal variation in fish assemblages of drying stream pools: The role of abiotic and biotic factors. *Aquatic Ecology*, 34(1): 29-41.
- Maldonado A, Somoza L, Pallarés L. 1999. The Betic orogen and the Iberian-African boundary in the Gulf of Cadiz: Geological evolution (central North Atlantic). *Marine Geology*, 155(1-2): 9-43.
- Manzano M. 1999. Los humedales de Doñana y su relación con el agua subterránea. 1ª Reunión internacional de Expertos sobre la Regeneración Hídrica de Doñana. Ponencias y conclusiones. Huelva.

-
- Manzano M, Montes C, Custodio E. 2009. Las aguas subterráneas en Doñana: Aspectos ecológicos y sociales. Agencia Andaluza del Agua, Consejería de Medio Ambiente. Sevilla, 244 pp.
- Máñez M, Garrido H. 2002. Avifauna. En: Parque Nacional de Doñana. Canseco (eds.). Talavera de la Reina, España, pp. 110-174.
- Marshall S, Elliott M. 1998. Environmental influences on the fish assemblage of the Humber estuary, U.K. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 46(2): 175-184.
- Martinho F, Dolbeth M, Viegas I, Baptista J, Cabral HN, Pardal MA. 2010. Does the flatfish community of the Mondego estuary (Portugal) reflect environmental changes? *Journal of Applied Ichthyology*, 26(6): 843-852.
- Martinho F, Cabral HN, Azeiteiro UM, Pardal MA. 2012. Estuarine nurseries for marine fish: Connecting recruitment variability with sustainable fisheries management. *Management of Environmental Quality*, 22(4): 414-433.
- Martí R, Del Moral JC. 2003. Atlas de las aves reproductoras de España. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Sociedad Española de Ornitología. Madrid, 733 pp.
- Martín-López B, García-Llorente M, Palomo I, Montes C. 2011. The conservation against development paradigm in protected areas: Valuation of ecosystem services in the Doñana social-ecological system (southwestern Spain). *Ecological Economics*, 70(8): 1481-1491.
- Mathieson S, Cattrijsse A, Costa MJ, Drake P, Elliott M, Gardner J, Marchand J. 2000. Fish assemblages of European tidal marshes: A comparison based on species, families and functional guilds. *Marine Ecology Progress Series*, 204: 225-242.
- Matsuzaki SIS, Usio N, Takamura N, Washitani I. 2009. Contrasting impacts of invasive engineers on freshwater ecosystems: An experiment and meta-analysis. *Oecologia*, 158(4): 673-686.
- McGovern JC, Wenner CA. 1990. Seasonal recruitment of larval and juvenile fishes into impounded and non-impounded marshes. *Wetlands*, 10(2): 203-221.
- McLusky DS, Elliott M. 2004. The estuarine ecosystem. Ecology, threats and management. Third edition. Oxford University Press Inc. New Cork, USA, 214 pp.
- Mearns AJ, Reish DJ, Oshida PS, Ginn T, Rempel-Hester MA. 2011. Effects of pollution on marine organisms. *Water Environment Research*, 83(10): 1789-1852.
- Ministerio de Medio Ambiente. 2009. La Red de Parques Nacionales de España. Organismo Autónomo de Parques Nacionales (eds.). España, 507 pp.
- Montes C, Borja F, Bravo MA, Moreira JM (coord.) 1998. Reconocimiento Biofísico de Espacios Naturales Protegidos: Doñana. Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía, España, 311 pp.

- Montesinos A, Santoul F, Green A. 2008. The diet of the night heron and purple heron in the Guadalquivir marshes. *Ardeola*, 55(2): 161-167.
- Mora JW, Burdick DM. 2013. The impact of man-made earthen barriers on the physical structure of New England tidal marshes (USA). *Wetlands Ecology and Management*, 21(6): 387-398.
- Moriarty C, Dekker W (eds). 1997. Management of the European Eel. *Fisheries Bulletin*, 15: 110 pp.
- Moyle PB. 1999. Effects of invading species on freshwater and estuarine ecosystems. En: Sandlund OT, Schei PJ, Viken A (eds.). *Invasive Species and Biodiversity Management*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. Norway, pp. 177-191.
- Moyle PB, Light T. 1996. Fish invasions in California: Do abiotic factors determine success?. *Ecology*, 77(6): 1666-1670.
- Neiff JJ, de Neiff AP, Verón MBC. 2009. The role of vegetated areas on fish assemblage of the Paraná River floodplain: Effects of different hydrological conditions. *Neotropical Ichthyology*, 7(1): 39-48.
- Nicolas D, Lobry J, Lepage M, Sautour B, Le Pape O, Cabral H, Uriarte A, Boët P. 2010. Fish under influence: A macroecological analysis of relations between fish species richness and environmental gradients among European tidal estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 86(1): 137-147.
- Olden JD. 2006. Biotic homogenization: A new research agenda for conservation biogeography. *Journal of Biogeography*, 33(12): 2027-2039.
- Olden JD, Poff NL, Douglas MR, Douglas ME, Fausch KD. 2004. Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology and Evolution*, 19(1): 18-24.
- Oliva-Paterna FJ, Doadrio I, Fernández-Delgado C. 2006. Threatened fishes of the world: *Aphanius baeticus* (Doadrio, Carmona & Fernández Delgado, 2002) (Cyprinodontidae). *Environmental Biology of Fishes*, 75(4): 415-417.
- Palomo I, Martín-López B, Zorrilla-Miras P, García Del Amo D, Montes C. 2014. Deliberative mapping of ecosystem services within and around Doñana National Park (SW Spain) in relation to land use change. *Regional Environmental Change*, 14(1): 237-251.
- Pazin VFF, Magnusson WE, Zuanon J, Mendonça FP. 2006. Fish assemblages in temporary ponds adjacent to 'terra-firme' streams in Central Amazonia. *Freshwater Biology*, 51(6): 1025-1037.
- Pérez-Domínguez R, Maci S, Courrat A, Lepage M, Borja A, Uriarte A, Neto JM, Cabral H, Raykov V, Franco A, Álvarez MC, Elliott M. 2012. Current developments on fish-based

-
- indices to assess ecological-quality status of estuaries and lagoons. *Ecological Indicators*, 23: 34-45.
- Petry P, Bayley PB, Markle DF. 2003. Relationships between fish assemblages, macrophytes and environmental gradients in the Amazon River floodplain. *Journal of Fish Biology*, 63(3): 547-579.
- Pihl L, Cattrijsse A, Codling I, Mathieson S, McLusky DS, Roberts C. 2002. Habitat use by fishes in estuaries and other brackish areas. En: *Fishes in Estuaries*. Elliott M, Hemingway KL (eds.). Blackwell Science. Oxford, UK, pp. 10-53.
- Pollard DA, Hannan JC. 1994. The ecological effects of structural flood mitigation works on fish habitats and fish communities in the lower Clarence River system of south-eastern Australia. *Estuaries*, 17(2): 427-461.
- Portnoy JW. 1991. Summer oxygen depletion in a diked New England estuary. *Estuaries*, 14(2): 122-129.
- Portnoy JW, Giblin AE. 1997. Effects of historic tidal restrictions on salt marsh sediment chemistry. *Biogeochemistry*, 36(3): 275-303.
- Prieto I, Bernués M, Montes C. 1998. Bibliografía. En: *Reconocimiento Biofísico de Espacios Naturales Protegidos: Doñana*. Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía, 526 pp.
- Primack R, Ros J. 2002. *Introducción a la Biología de la Conservación*. Ariel Ciencia. Barcelona, 372 pp.
- Pritchard DW. 1967. What is an estuary: A physical viewpoint. En: *Estuaries*. Lauff GH (eds.). American Association for the Advancement of Science. Washington D.C. Publicación N° 83, 3-5.
- Pyke GH. 2005. A review of the biology of *Gambusia holbrooki* and *G. affinis*. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 15: 339-365.
- Queiroz NC, Lima FP, Ribeiro PA, Pereira SG, Santos AM. 2006. Using asymmetrical designs for environmental impact assessment of unplanned disturbances. *Hydrobiologia*, 555(1): 223-227.
- Ramos B. 2002. Ecosistemas. En: *Parque Nacional de Doñana*. Canseco (eds.). Talavera de la Reina, España, pp. 70-108.
- Ramos F, Gil J, Torres MA, Silva L, Vila Y, Sánchez R, Jiménez MP, Baldó F, Fernández-Salas F, Rueda LM, Díaz del Río V, Vázquez JT, López-González N, Lens S, Bellas J, Besada V, Viñas L, González-Quijano A, Franco A, Fumega J. 2012. *Estrategias Marinas. Demarcación Marina Sudatlántica. Parte I. Marco General: Características de la demarcación marina*. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente (MAGRAMA), Instituto Español de Oceanografía (IEO), Centro de Estudios de Puertos

- y Costas-Centro de Estudios y Experimentación de Obras Públicas (CEPYC-CEDEX). Madrid, 127 pp.
- Raposa KB, Roman CT. 2001. Seasonal habitat-use patterns of nekton in a tide-restricted and unrestricted New England salt marsh. *Wetlands*, 21(4): 451-461.
- Reyes I, Martín G, Reina M, Arechederra A, Serrano L, Casco MA, Toja J. 2007. Phytoplankton from NE Doñana marshland ("El Cangrejo Grande", Doñana Natural Park, Spain). *Limnetica*, 26(2): 307-318.
- Ribeiro F, Elvira B, Collares-Pereira MJ, Moyle PB. 2008. Life-history traits of non-native fishes in Iberian watersheds across several invasion stages: A first approach. *Biological Invasions*, 10(1): 89-102.
- Ribeiro F, Leunda LC. 2012. Non-native fish impacts on Mediterranean freshwater ecosystems: Current knowledge and research needs. *Fisheries Management and Ecology*, 19(2): 142-156.
- Rincón F. 1986. Investigaciones sobre metales pesados en peces del río Guadalquivir. Tesis doctoral. Universidad de Córdoba. Córdoba, 388 pp.
- Rincón PA. 2000. Big fish, small fish: still the same species. Lack of morphometric evidence of the existence of two sturgeon species in the Guadalquivir river. *Marine Biology*, 136(4): 715-723.
- Rincón PA, Correas AM, Morcillo F, Risueño P, Lobón-Cervía J. 2002. Interaction between the introduced eastern mosquitofish and two autochthonous Spanish toothcarps. *Journal of Fish Biology*, 61(6): 1560-1585.
- Rincón F, Zurera G, Pozo-Lora R. 1986. Mercury contamination in Guadalquivir river marshes, Spain, using samarugo, *Valencia hispanica*, as biological indicator. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 37: 253-257.
- Ritter AF, Wasson K, Lonhart SI, Preisler RK, Woolfolk A, Griffith KA, Connors S, Heiman KW. 2008. Ecological signatures of anthropogenically altered tidal exchange in estuarine ecosystems. *Estuaries and Coasts*, 31(3): 554-571.
- Rivas-Martínez S, Costa M, Castroviejo S, Valdés E. 1980. Vegetación de Doñana (Huelva, España). *Lazaroa*, 2: 5-189.
- Rivera ML. 2002. Arqueología e historia. En: Parque Nacional de Doñana. Canseco (eds.). Talavera de la Reina, España, pp. 339-352.
- Roberts DE. 1996. Effects of the North Head deep-water sewage outfall on nearshore coastal reef macrobenthic assemblages. *Marine Pollution Bulletin*, 33(7-12): 303-308.
- Rodríguez EE. 2002. Anfibios y Reptiles. En: Parque Nacional de Doñana. Canseco (eds.). Talavera de la Reina, España, pp. 214-230.

-
- Rodríguez MA, Lewis Jr MW. 1994. Regulation and stability in fish assemblages of neotropical floodplain lakes. *Oecologia*, 99(1-2): 166-180.
- Rodríguez MA, Lewis Jr MW. 1997. Structure of fish assemblages along environmental gradients in floodplain lakes of the Orinoco River. *Ecological Monographs*, 67(1): 109-128.
- Rodríguez-Ramírez A, Clemente-Salas L. 2002. Hidrología superficial. En: Parque Nacional de Doñana. Canseco (eds.). Talavera de la Reina, España, pp. 58-68.
- Rodríguez-Ramírez A, Flores-Hurtado E, Contreras C, Villarías-Robles JJR, Jiménez-Moreno G, Pérez-Asensio JN, López-Sáez JA, Celestino-Pérez S, Cerrillo-Cuenca E, León T. 2014. The role of neo-tectonics in the sedimentary infilling and geomorphological evolution of the Guadalquivir estuary (Gulf of Cadiz, SW Spain) during the Holocene. *Geomorphology*, 219: 126-140.
- Rodríguez-Ramírez A, Morales JA, Delgado I, Cantano M. 2008. The impact of man on the morphodynamics of the Huelva Coast (SW Spain). *Journal of Iberian Geology*, 34(2): 313-327.
- Rodríguez-Ramírez A, Yáñez-Camacho CM. 2008. Formation of chenier plain of the Doñana marshland (SW Spain): observations and geomorphic model. *Marine Geology*, 254: 187-196.
- Román J. 2011. What do otters eat where there is no fish? *Mammalian Biology*, 76: 237-239.
- Roman CT, Niering WA, Warren RS. 1984. Salt marsh vegetation change in response to tidal restriction. *Environmental Management*, 8(2): 141-149.
- Roman CT, Raposa KB, Adamowicz SC, James-Pirri MJ, Catena JG. 2002. Quantifying vegetation and nekton response to tidal restoration of a New England salt marsh. *Restoration Ecology*, 10(3): 450-460.
- Rozas LP, Odum WE. 1988. Occupation of submerged aquatic vegetation by fishes: testing the roles of food and refuge. *Oecologia*, 77: 101-106.
- Ruiz GM, Fofonoff P, Hines HH. 1999. Non-indigenous species as stressors in estuarine and marine communities: assessing invasion impacts and interactions. *Limnology and Oceanography*, 44: 950-972.
- Ruiz M, Hernando JA, Domezain A. 1998. Evidencias morfológicas y genéticas del carácter autóctono del esturión del Adriático en la península Ibérica. *Quercus*, 153: 39-43.
- Ruiz-Navarro A, Torralva M, Oliva-Paterna FJ. 2013. Trophic overlap between cohabiting populations of invasive mosquitofish and an endangered toothcarp at changing salinity conditions. *Aquatic Biology*, 19(1): 1-11.

- Sandrini-Neto L, Camargo MG. 2012. GAD: an R package for ANOVA designs from general principles. R package version 1.1.1. <http://CRAN.R-project.org/package=GAD>.
- Saura J. 1999. Situación y problemática de las cuencas vertientes a Doñana. 1ª Reunión internacional de Expertos sobre la Regeneración Hídrica de Doñana. Ponencias y conclusiones. Huelva. Doñana 2005.
- Saura J, Bayán-Jardín B, Casas-Grande J, Ruiz de Larramendi A y Urdiales C. 2001. Documento Marco para el Desarrollo del Proyecto Doñana 2005. Regeneración hídrica de las cuencas y cauces vertientes a las marismas del Parque Nacional de Doñana. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid, España, 201 pp.
- Schonberg SV, Clarke JT, Dunton KH. 2014. Distribution, abundance, biomass and diversity of benthic infauna in the Northeast Chukchi Sea, Alaska: Relation to environmental variables and marine mammals. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 102: 144-163.
- Schroeter RE, Moyle PB. 2006. Alien fishes. En: *The Ecology of Marine Fishes: California and Adjacent Waters*. Allen LG, Horn MH (eds.). USA, pp. 611-620.
- Schulte PM. 2014. What is environmental stress? Insights from fish living in a variable environment. *Journal of Experimental Biology*, 217(1): 23-34.
- Selleslagh J, Amara R. 2008. Environmental factors structuring fish composition and assemblages in a small macrotidal estuary (eastern English Channel). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 79(3): 507-517.
- Selleslagh J, Amara R, Laffargue P, Lesourd S, Lepage M, Girardin M. 2009. Fish composition and assemblage structure in three Eastern English Channel macrotidal estuaries: A comparison with other French estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 81: 149-159.
- Serrano L, Reina M, Martín G, Reyes I, Arechederra A, León D, Toja J. 2006. The aquatic systems of Doñana (SW Spain): Watersheds and frontiers. *Limnetica*, 25(1-2): 11-32.
- Serrano L, Serrano L. 1996. Influence of Groundwater Exploitation for Urban water Supply on Temporary Ponds from the Doñana National Park (SW Spain). *Journal of Environmental Management*, 46: 229-238.
- Siljeström P, Clemente L, Rodríguez A. 2002. Clima. En: *Parque Nacional de Doñana Canseco* (eds.). Talavera de la Reina, España, pp. 44-56.
- Siljeström P, García LV, Clemente L, Segura FJ. 1989. Estudio multitemporal de las marismas del Guadalquivir. Reconocimiento del medio físico. II Reunión del Grupo Español de Trabajos de Teledetección: 51-58.
- Sobrino I, Baldó F, García-González D, Cuesta JA, Silva-García A, Fernández-Delgado C, Arias AM, Rodríguez A, Drake P. 2005. The effect of estuarine fisheries on juvenile fish

-
- observed within the Guadalquivir Estuary (SW Spain). *Fisheries Research*, 76(2): 229-242.
- Soulé ME, Orians GH. 2001. *Conservation Biology: Research priorities for the next decade*. Island Press, Washington, 397 pp.
- Sousa A, García-Murillo P. 2005. *Historia ecológica y evolución de las lagunas peridunares del Parque Nacional de Doñana*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, 169 pp.
- Stevens M, Rappé G, Maes J, Van Asten B, Ollevier F. 2004. *Micropogonias undulatus* (L.), another exotic arrival in European waters. *Journal of Fish Biology*, 64(4): 1143-1146.
- Suárez YR, Petrere J, Catella AC. 2001. Factors determining the structure of fish communities in Pantanal lagoons (MS, Brazil). *Fisheries Management and Ecology*, 8(2): 173-186.
- Sukumaran S, Mulik J, Rokade MA, Kamble A. 2014. Impact of 'Chitra' Oil Spill on Tidal Pool Macroinvertebrate Communities of a Tropical Rocky Shore (Mumbai, India). *Estuaries and Coasts*, In press.
- Suso J, Llamas MR. 1993. Influence of groundwater development on the Doñana National Park ecosystem (Spain). *Journal of Hydrology*, 141: 239-269.
- Tejerina-Garro FL, Fortin R, Rodríguez MA. 1998. Fish community structure in relation to environmental variation in floodplain lakes of the Araguaia River, Amazon Basin. *Environmental Biology of Fishes*, 51: 399-410.
- Terlizzi A, Benedetti-Cecchi L, Bevilacqua S, Fraschetti S, Guidetti P, Anderson MJ. 2005. Multivariate and univariate asymmetrical analyses in environmental impact assessment: A case study of Mediterranean subtidal sessile assemblages. *Marine Ecology Progress Series*, 289: 27-42.
- Thiel R, Cabral H, Costa MJ. 2003. Composition, temporal changes and ecological guild classification of the ichthyofaunas of large European estuaries - A comparison between the Tagus (Portugal) and the Elbe (Germany). *Journal of Applied Ichthyology*, 19(5): 330-342.
- Toja J, Serrano L. 2006. The aquatic systems of Doñana. En: *Doñana water and biosphere*. García-Novo F, Marín-Cabrera C (coord.). Doñana 2005 Project-Guadalquivir Hydrologic Basin Authority. Ministry of the Environment. Madrid, Spain, pp. 213-220.
- Tondato KK, Fantin-Cruz I, Pedrollo OC, Suárez YR. 2013. Spatial distribution of fish assemblages along environmental gradients in the temporary ponds of Northern Pantanal, Brazil. *Journal of Limnology*, 72(1): 95-102.

- Underwood AJ. 1991. Beyond BACI: experimental designs for detecting human environmental impacts on temporal variations in national populations. *Australian Journal of Marine & Freshwater Research*, 42(5): 569-587.
- Underwood AJ. 1992. Beyond BACI: The detection of environmental impacts on populations in the real, but variable, world. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 161(2): 145-178.
- Underwood AJ. 1994. On beyond BACI: Sampling designs that might reliably detect environmental disturbances. *Ecological Applications*, 4(1): 3-15.
- Underwood AJ, Peterson CH. 1988. Towards An Ecological Framework for Investigating Pollution. *Marine Ecology Progress Series*, 46(1-3): 227-234.
- UNEP. 2006. Marine and coastal ecosystems and human wellbeing: A synthesis report based on the findings of the Millennium Ecosystem Assessment, United Nations Environment Programme, 76 pp.
- Urdiales C, García D, Valero A, Fernández-Palacios JM. 2010. Seguimiento de la inundación en la marisma de Doñana: resultados del ciclo 2009/2010 y efecto del dique de la Montaña del Río en el proceso de inundación. En: *Tecnologías de la Información Geográfica: La Información Geográfica al servicio de los ciudadanos*. Ojeda J, Pita MF, Vallejo I (eds.). Secretariado de Publicaciones de la Universidad de Sevilla, Sevilla, pp. 1146-1156.
- Valentine-Rose LM, Cherry JA, Culp JJ, Perez KE, Pollock JB, Arrington DA, Layman CA. 2007. Floral and faunal differences between fragmented and unfragmented Bahamian tidal creeks. *Wetlands*, 27(3): 702-718.
- Valverde JA. 2003. Vertebrados de las Marismas del Guadalquivir. *Organismo Autónomo de Parques Nacionales* (eds). Madrid, 168 pp.
- Valverde JA. 2006. Birds and Hunting. En: García-Novo F y Marín-Cabrera C (Coord.). *Doñana water and biosphere. Doñana 2005 Project-Guadalquivir Hydrologic Basin Authority*. Ministry of the Environment, Madrid, Spain, pp. 231-236.
- Vannéy JR. 1970. L'hydrologie du Bas Guadalquivir. *Instituto de geografía aplicada del patronato Alonso de Herrera. Consejo Superior de Investigaciones Científicas*, 176 pp.
- Vasconcelos RP, Reis-Santos P, Fonseca V, Maia A, Ruano M, França S, Vinagre C, Costa MJ, Cabral H. 2007. Assessing anthropogenic pressures on estuarine fish nurseries along the Portuguese coast: A multi-metric index and conceptual approach. *Science of the Total Environment*, 374(2-3): 199-215.
- Vazzoler AEA. 1997. Crecimento ou incremento?. *Boletim Sociedade Brasileira de Ictiología*, 50: 9-10.

-
- Veiga P, Vieira L, Bexiga C, Sá R, Erzini K. 2006. Structure and temporal variations of fish assemblages of the Castro Marim salt marsh, southern Portugal. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 70(1-2): 27-38.
- Verdiell-Cubedo D, Oliva-Paterna FJ, Torralva M. 2006. Length-weight relationships for 22 fish species of the Mar Menor coastal lagoon (western Mediterranean Sea). *Journal of Applied Ichthyology*, 22(4): 293-294.
- Weber MJ, Brown ML. 2009. Effects of common carp on aquatic ecosystems 80 years after "Carp as a Dominant": Ecological insights for fisheries management. *Reviews in Fisheries Science*, 17(4): 524-537.
- Weber MJ, Brown ML. 2012. Effects of predator species, vegetation and prey assemblage on prey preferences of predators with emphasis on vulnerability of age-0 common carp. *Fisheries Management and Ecology*, 19(4): 293-300.
- Weinstein MP, Kreeger DA. 2000. *Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology*. Kluwer Academic Publishers. Hingham, MA, USA, 894 pp.
- Weis JS, Candelmo A. 2012. Pollutants and fish predator/prey behavior: A review of laboratory and field approaches. *Current Zoology*, 58(1): 9-20.
- Whitehead PJP, Bauchot ML, Hureau JC, Nielsen J, Tortonese E. 1986. *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean/Poissons de l'Atlantique du Nord-Est et de la Méditerranée*. Unesco (eds.). Paris, France, 490 pp.
- Whitfield AK. 2005. Fishes and freshwater in southern African estuaries - A review. *Aquatic Living Resources*, 18(3): 275-289.
- Whitfield AK, Elliott M. 2002. Fishes as indicators of environmental and ecological changes within estuaries: A review of progress and some suggestions for the future. *Journal of Fish Biology*, 61(SUPPL. A): 229-250.
- Whitley SN, Bollens SM. 2014. Fish assemblages across a vegetation gradient in a restoring tidal freshwater wetland: diets and potential for resource competition. *Environmental Biology of Fishes*, 97: 659-674.
- Wiens JA, Parker KR. 1995. Analyzing the effects of accidental environmental impacts: Approaches and assumptions. *Ecological Applications*, 5(4): 1069-1083.
- Williams DD. 2006. *The biology of temporary waters*. Oxford University Press. Oxford, USA, 352 pp.
- Wise J, Wise S. 2011. A review of the toxicity of chemical dispersants. *Reviews on Environmental Health*, 26(4): 281-300.
- Wolanski E. 2007. *Estuarine Ecohydrology*. Elsevier Science & Technology. Amsterdam, Países Bajos, 168 pp.

- Wolfe MD, Santucci J, Einfalt LM, Wahl DH. 2009. Effects of common carp on reproduction, growth, and survival of largemouth bass and bluegills. *Transactions of the American Fisheries Society*, 138(5): 975-983.
- Wootton RJ. 1998. *Ecology of teleost fishes*. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Países Bajos, 386 pp.
- Worm B, Barbier EB, Beaumont N, Duffy JE, Folke C, Halpern BS, Jackson JBC, Lotze HK, Micheli F, Palumbi SR, Sala E, Selkoe KA, Stachowicz JJ, Watson R. 2006. Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science*, 314: 787-790.
- WWF. 2009. Cambios en el uso del suelo en el Entorno de Doñana entre POTAD y 2009. www.wwf.es.
- Zorrilla-Miras P, Palomo I, Gómez-Baggethun E, Martín-López B, Lomas PL, Montes C. 2014. Effects of land-use change on wetland ecosystem services: A case study in the Doñana marshes (SW Spain). *Landscape and Urban Planning*, 122: 160-174.